L 26067

ISBN 2-85653-001-X

# MÉMOIRES
## DU
# MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

*NOUVELLE SÉRIE*

Série A, Zoologie

TOME LXXXVIII

---

XVII[e] CONGRÈS INTERNATIONAL DE ZOOLOGIE
MONACO — 25-30 Septembre 1972

THÈME N° 1

## BIOGÉOGRAPHIE ET LIAISONS INTERCONTINENTALES AU COURS DU MÉSOZOÏQUE

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V[e])

1975

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie, tome LXXXVIII

XVII[e] CONGRÈS INTERNATIONAL DE ZOOLOGIE
MONACO — 25-30 Septembre 1972

THÈME N° 1

# BIOGÉOGRAPHIE ET LIAISONS INTERCONTINENTALES AU COURS DU MÉSOZOÏQUE

## SOMMAIRE


| | Pages |
|---|---|
| AVANT-PROPOS. — Th. Monod | 3 |
| ALLOCUTION D'INTRODUCTION. — Th. Monod | 4 |
| LISTE DES AUTEURS | 6 |
| Paléontologie évolutive et nouvelle tectonique. — Richard Reyment | 8 |
| Circum-antarctic distribution patterns and continental drift. — Lars Brundin | 19 |
| Discussion | 28 |
| Mesozoic dispersal of terrestral faunas around the southern end of the world. — Joël Cracraft | 29 |
| Discussion | 53 |
| La position de Madagascar dans le double problème du peuplement animal et des translations continentales. — Renaud Paulian | 55 |
| Discussion | 71 |
| Plate tectonics and problems of Angiosperm history. — Daniel I. Axelrod | 72 |
| Discussion | 86 |
| Reconsideration of New Zealand Biogeographical Problems, with Special Reference to the Mesozoic. — David E. Gaskin | 87 |
| Sur la distribution de quelques Crustacés Malacostracés d'eau douce ou saumâtre. — Théodore Monod | 98 |
| Mesozoic intercontinental relationships as evidenced by Bathynellid Crustacea. — H. K. Schminke | 106 |
| Discussion | 106 |
| Les Isopodes terrestres et le Gondwana. — Albert Vandel | 107 |
| Discussion | 113 |
| Éléments anciens de l'entomofaune néotropicale ; ses implications biogéographiques. — Gonzalo Halffter | 114 |
| Discussion | 145 |
| A reexamination of the similarities between the freshwater fishes of Africa and South America. — William A. Gosline | 146 |
| Discussion | 155 |
| The distribution of mesozoic freshwater Fishes. — Colin Patterson | 156 |


4 564 013 6

1

Bibliothèque Centrale Muséum

Source : MNHN, Paris

Sur la découverte de Characidae (Pisces, Cypriniformes) dans l'Eocène Inférieur français. — H. Cappetta, D. E. Russell et J. Braillon ..... 175
La distribution des Amphibiens et les translations continentales. — R. F. Laurent ..... 176
Caractères physiologiques et biochimiques des Anoures en rapport avec leur histoire évolutive et paléogéographique depuis le Mésozoïque. — José M. Cei ..... 192
Discussion ..... 200
Early triassic Tetrapods and Gondwanaland. — Edwin H. Colbert ..... 202
Marsupial Biogeography in Relation to Continental Drift. — Peter G. Martin ..... 216
Discussion ..... 237

Source . MNHN, Paris

# AVANT-PROPOS

Le XVII[e] Congrès international de Zoologie (Monaco, 24-30 Septembre 1972) avait décidé de consacrer ses séances à une série de colloques, de préférence à la formule habituelle acceptant un grand nombre de communications diverses, sur des sujets variés.

Le thème n° 1 choisi par les organisateurs, sur la proposition du Professeur J. G. Baer, était le suivant : « Biogéographie et liaisons inter-continentales au cours du Mésozoïque » et je me voyais chargé de l'organisation de ce premier colloque.

L'ensemble des communications présentées, et discutées, constituait un document d'un grand intérêt et il apparaissait souhaitable que la publication en soit assurée. En principe, le Congrès avait bien l'intention de publier les divers colloques, comme l'espoir en avait été explicitement formulé, dès le stade de la préparation du Congrès, par le Secrétaire général de ce dernier. Peut-être les dispositions financières adéquates n'avaient-elles pas pu être prises, mais, après le Congrès, le Secrétariat devait, après s'être efforcé de trouver un éditeur pour ses compte-rendus, s'avouer incapable de découvrir une solution favorable. De trop longs mois furent perdus de la sorte, avec tous les inconvénients de ces retards pour les auteurs des communications. Après l'annonce de l'échec définitif des tentatives effectuées par le Secrétariat, je devais, sur les conseil du Professeur J. G. Baer, approcher l'Union internationale des Sciences biologiques qui répondait négativement à ma demande de subvention. Par contre, devant l'intérêt du texte de l'ouvrage et sa grande actualité, le Museum National d'Histoire Naturelle acceptait, lui, d'assurer dans sa série « Mémoires » la publication d'un manuscrit demeuré si longtemps en souffrance ; il faut lui exprimer ici toute la reconnaissance des auteurs comme des lecteurs, pour cette heureuse solution de la dernière heure à un problème devenu singulièrement inquiétant.

Je tiens à remercier ici, également, les auteurs pour leur longue patience : ils m'ont fait généreusement confiance et je suis très heureux que celle-ci, finalement, n'ait pas été trahie ; l'un d'entre eux, ayant reçu d'autres offres, a dû retirer son manuscrit, mais le titre en sera, bien entendu, mentionné à sa place avec les références utiles.

Je veux également exprimer la gratitude du Colloque à l'UNESCO qui a bien voulu m'accorder une subvention destinée à faciliter la venue à Monaco d'un certain nombre de participants étrangers : cette aide généreuse a été très précieuse pour les bénéficiaires.

Enfin, je dois signaler tout le dévouement, la compétence et le soin apportés par M[elle] Yseult Le Danois, Maître de recherche au C.N.R.S., dans la préparation des manuscrits.

Th. MONOD
29 Janvier 1974.

Source : MNHN, Paris

# ALLOCUTION D'INTRODUCTION

par Th. Monod

Excellence, M. le Président, M. le Recteur, Mesdames, Messieurs, chers collègues,

Le Comité d'organisation de ce XVII[e] (et dernier) Congrès international de Zoologie a pensé que l'un des sujets méritant de se voir consacrer un colloque pouvait être une sorte de confrontation entre les données de la zoogéographie, appuyée sur la paléontologie et les hypothèses qui depuis quelques années ont si profondément influencé la pensée géologique, en remettant en honneur, avec l'expansion océanique et la théorie des plaques, une conception résolument mobiliste de l'histoire des continents.

L'objectif majeur de notre Colloque reste un nouvel examen de la question posée en 1949 par le géologue Walter H. Bucher : « Are enough geological and geophysical facts available to make it possible to decide whether or not the concept of continental drift can be used by the student of animal and plant distribution as a working hypothesis with reasonable confidence ? ». L'auteur de la question y répondait, en 1949, par la négative : eût-il fait de même en 1972 ?

Le biogéographe n'a, bien entendu, pas qualité pour prendre parti sur le fond du problème ; il se gardera cependant avec soin de toute acceptation prématurée, aveugle, dogmatique de la « nouvelle tectonique globale », expression jugée d'ailleurs, même par un partisan résolu et averti du mobilisme, « inutile », « malencontreuse » et « triomphaliste » (Dercourt, 1971, p. 304).

Par contre, force nous est de reconnaître qu'alors que l'opposition la plus vive aux conceptions wegeneriennes était venue des géophysiciens, incapables d'imaginer l'origine des forces exigées par le fonctionnement de la dérive continentale, ce sont aujourd'hui ces mêmes géophysiciens qui fournissent aux tectoniciens, avec l'hypothèse d'une expansion océanique, l'origine de leurs réflexions sur la signification des dorsales et de leurs émissions fissurales basaltiques, du jeu des plaques cratoniques, etc..

Quel que soit le sort réservé à cet extraordinaire renouveau des théories mobilistes, que risquent parfois de desservir les exagérations mêmes de certains néophytes, et malgré toutes les incertitudes et toutes les obscurités qu'il comporte encore, il n'est pas douteux qu'un corps de doctrine solide, et pleinement digne d'attention est en train de se constituer.

Les zoologistes ne pouvaient l'ignorer et c'est bien pourquoi a été organisé le présent colloque.

Il va sans dire que celui-ci n'a d'autre ambition que de regrouper un certain nombre d'observations et de réflexions et de les voir soumises à la discussion. Nous n'avons pas l'ambition d'aboutir à des conclusions formelles et devrons plus modestement nous contenter de verser quelques documents au dossier, également de soulever des problèmes, même s'ils ne peuvent encore se voir résolus dans l'état actuel de nos connaissances.

Dans le temps excessivement court qui lui est consenti, le Colloque devra demeurer résolument « anthologique » et ne pourra aborder qu'un nombre très limité de questions. Je souhaite cependant que celles-ci apparaissent judicieusement choisies et capables d'éveiller l'intérêt de spécialistes venus des horizons les plus diversifiés de notre discipline.

Nous espérons d'ailleurs que les compte-rendus du Colloque, avec ses textes et un résumé de ses discussions feront l'objet d'une publication en volume, permettant une plus large diffusion de ses travaux.

Source : MNHN, Paris

Bien entendu, nous n'ignorons pas que d'autres réunions ont eu lieu, consacrées à un thème analogue et je tiens à mentionner ici, par exemple, le Colloque sur « The role of the South Atlantic basin in biogeography and evolution » (N. Y., 1949) [1], le Colloque « Organisms and continents through time » (Dept. of Geology, Symposium, Cambridge, 15-17 Dec. 1971. The Palaeontological Association, 1973. Vf, 334 p., figs., London.) et le Colloque « Continental drift, sea-floor spreading and plate tectonics: implications for the earth sciences » (Nato advanced study institute, Neweastle upon Tyne, 10-14 April 1972), etc.

Les publications sur le sujet se sont, également, multipliées : je veux seulement rappeler ici aux zoologistes désireux de mieux connaître les théories nouvelles qu'ils pourront consulter, en français, la mise au point générale de J. Coulomb, *L'expansion des fonds océaniques et la dérive des continents*, Paris, P. U. F., 1969, 224 p., 106 fig., et, en anglais : H. Takeuchi, S. Uyeda et H. Kanamori, *Debate about the Earth. Approach to Geophysics through Analysis of Continental Drift*, revised edition, San Francisco, Freeman, Cooper & Co., 1970, 281 p., 133 fig., ainsi que : Sydney P. Clark, Jr., *Structure of the Earth*, Prentiee-Hall Inc., 1971, 132 p., 95 fig. et divers articles du *Scientific American*, par exemple ceux de H. W. Menard, «The Deep-Sea Floor » (Sept. 1969) et Edward Bullard, « The Origin, of the Oceans» (ibidem).

Je vous dois quelques explications quant au choix, dont je suis personnellement responsable, des exposés qui vous seront présentés.

J'ai pensé, d'abord, que si le thème de nos discussions doit demeurer essentiellement zoologique, il n'était pas inutile et je dirai plus : il était nécessaire d'évoquer, fut-ce de façon volontairement sommaire, d'une part l'essentiel de la théorie dite de la tectonique globale, résumé que le Professeur Richard Reyment a bien voulu se charger de préparer, et d'autre part, un aperçu paléobotanique qui nous rappellera que le monde végétal pose des problèmes à bien des égards comparables aux nôtres et non moins ardemment discutés, s'ils ne le sont pas davantage encore...

Je n'ai pas l'intention d'insister ici sur les difficultés rencontrées dans divers domaines pour l'organisation du Colloque : plusieurs d'entre nous ont d'ailleurs eux-mêmes l'expérience de ces choses et savent que la découverte de spécialistes compétents, acceptant de traiter un sujet donné, en un lieu donné, à une date donnée, et de fournir un manuscrit à l'avance représente un problème auprès duquel celui de la quadrature du cercle paraîtra simple et celui de la dérive des continents enfantin.

Mais peu à peu, tout s'arrange et je tiens à exprimer ici aux auteurs de communications sollicitées la gratitude du Congrès pour la collaboration précieuse qu'ils nous ont apportée : si le Colloque présente, comme je le crois, quelque intérêt c'est à eux, évidemment, qu'on le devra.

Je regrette que les textes des communications n'aient pu se voir adressés à l'avance aux participants malgré tous les efforts du Secrétariat du Congrès.

D'autre part, je signale que l'un des textes figurant parmi les papiers du Colloque n'est pas à proprement parler une communication à ce dernier mais n'a été diffusé qu'à titre de document annexe et qui ne fera donc pas l'objet d'une présentation particulière : il s'agit du texte de H. Cappetta, D. E. Russell et J. Braillon, « Sur la découverte de Characidae (Pisces, Cypriniformes) dans l'Eocène inférieur français. »

Il reste à organiser le programme de nos journées. Les communieations à entendre sont au nombre de 16, car je ne compte pas la mienne, qui ne mérite pas un exposé particulier. Par contre il y a deux communications supplémentaires, celle du Professeur Martin sur les Marsupiaux, celle du Professeur Cei sur les Anoures. Des exemplaires de l'exposé du Professeur Martin sont à la disposition des intéressés.

Je tiens enfin à signaler l'aide que l'UNESCO a bien voulu nous apporter en participant aux frais de voyages de plusieurs de nos collaborateurs, et à lui en exprimer ici ma sincère reconnaissance.

1. Proceedings of the Symposium... E. Mayr, ed., Bull. Amer. Mus. Hist. Nat., 99, Art. 3, July 15, 1952, p. 79-258, fig. 1-28, pl. 17-18, tabl. 1-3.

Source : MNHN, Paris

# LISTE DES AUTEURS

AXELROD Daniel

University of California, Department of Botany, Davis — California 95616 — U.S.A.

BRAILLON J.

4, rue Saint-Paul, 60 Beauvais — FRANCE

BRUNDIN Lars

Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, 50 — SUÈDE

CAPPETTA H.

Université de Montpellier II, Laboratoire de Paléontologie, Place E. Bataillon, 34 Montpellier — FRANCE

CEI Jose-Miguel

Instituto Biologia Animal, Faculdad Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza — ARGENTINE

COLBERT Edwin H.

Museum of Northern Arizona, Department of Vertebrate Paleontology. Fort Valley Road. P.O.B. 1389 Flagstaff. Arizona 86001 — U.S.A.

CRACRAFT Joël

University of Illinois at the Medical Center, College of Medicine, Department of Anatomy. 1853 West Polk Street, Chicago, Illinois 60680 — U.S.A.

GASKIN David E.

University of Guelph, Department of Zoology, Guelph, Ontario. CANADA

GOSLINE William

University of Michigan, Museum of Zoology, Ann Arbor, Michigan 48104 — U.S.A.

HALFFTER Gonzalo

Escuela Nacional de Ciencias Biologicas, Departamento de Zoologia, Prolongation de Carpio e Plan de Ayala, Mexico 10, D. F. — MEXIQUE

LAURENT Raymond

Universidad Nacional de Tucuman, Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 205, San Miguel de Tucuman — ARGENTINE

MARTIN Peter G.

University of Adelaide, Department of Botany, South Australia, Adelaide, 5001 — AUSTRALIE

MODOD Théodore

Membre de l'Institut, Museum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire des Pêches Outre-mer, 57 rue Cuvier, 75231 Paris — FRANCE

Source : MNHN, Paris

PATTERSON Colin

British Museum (Natural History), Department of Palaeontology, Cromwell Road, LONDON S.W. 7 — GRANDE BRETAGNE

PAULIAN Renaud

Recteur de l'Université, Université de Bordeaux, 29 Cours d'Albret, 33000 BORDEAUX — FRANCE

REYMENT Richard A.

Paleontological Institute, Department of Historical Geology and Paleontology, UPPSALA 1 — SUÈDE

RUSSELL D.E.

Museum National d'Histoire Naturelle, Institut de Paléontologie, 8 rue de Buffon, 75231, PARIS — FRANCE

SCHMINKE Horst K.

Zoologisches Institut der Universität, Lehrstuhl für Allgemeine Zoologie und Zoologisches Museum, Hegewischstrasse, 3, KIEL 23 — ALLEMAGNE FÉDÉRALE

VANDEL Albert

Laboratoire de Zoologie, 118 route de Narbonne 31000, TOULOUSE — FRANCE

Source : MNHN, Paris

# PALÉONTOLOGIE ÉVOLUTIVE ET NOUVELLE TECTONIQUE

par Richard Reyment

(Paleontologiska Institutet, Uppsala Universitat, Box 558, S75122, Suèds)

**Résumé.** — L'importance de la Nouvelle Tectonique dans l'hypothèse de la dérive des continents de Wegener et les diverses notions de géophysique qui y sont relatives seront brièvement commentées. Le rôle de la paléontologie comme outil de premier ordre dans l'interprétation des résultats de la géophysique sera illustré pour la région classique de l'Atlantique Sud, pendant le Crétacé.

## INTRODUCTION

On parle aujourd'hui de « révolution dans les sciences de la terre ». De l'avis de l'expert canadien dans le domaine de la Géophysique, J. T. Wilson, le temps est déjà venu d'effectuer une révision totale des cours universitaires de géologie.

Mais il y a lieu de se rappeler que, par le passé, c'étaient les géophysiciens eux-mêmes qui opposaient la résistance la plus forte à l'acceptation de la théorie de la dérive des continents.

Elle a cependant été adoptée par la plupart des géologues, quoique plusieurs points restent à élucider. Le plus important concerne la source d'énergie des mouvements. Différentes propositions ont été faites, mais personne n'a trouvé un mécanisme tout à fait acceptable pour expliquer les translations horizontales des continents. On a cependant conclu que deux ressources énergétiques pourraient déterminer les traits principaux de la terre.

Ce sont :

1) La « chaleur » interne de la terre qui provoque des mouvements convectifs dans le manteau et le déplacement horizontal des continents. (Cette proposition indique, qu'en dessous de la lithosphère, il existe une couche fluide.)

2) La circulation atmosphérique, déterminée par la rediation solaire.

A vrai dire, la question des ressources énergétiques reste le point le plus faible de la nouvelle tectonique.

## LES CONTINENTS

La ligne de rivage des continents ne marque pas la limite entre la plateforme continentale et le fond de l'océan, parce que les continents sont en partie inondés par la mer. La région du plateau et de la pente continentale inondée constituent environ 10.9 % de la surface de la terre. Des variations de grande étendue du niveau de la mer sont bien connues ainsi que des changements d'une influence strictement locale.

Source : MNHN, Paris

## LES MARGES CONTINENTALES

La structure générale des marges continentales permet de distinguer les trois types suivants : (voir Willm, 1967).

1) *Le type atlantique*, comprenant le rebord du plateau, la pente continentale, et la longue surélévation du fond de la mer. En outre, des mouvements de subsidence doivent caractériser une grande partie des marges continentales atlantiques.

2) *Le type andéen*, comprenant un rebord étroit et une fosse océanique au-dessous de la pente continentale.

3) *Le type d'arc insulaire*, comprenant un arc d'îles volcaniques, une fosse océanique, séparé du continent par un étroit bassin océanique. Dans l'Océan Pacifique, on distingue un cercle sismique couramment nommé « ceinture de feu ».

## LA DÉRIVE DES CONTINENTS

Avec Wyllie (1971), nous pouvons constater qu'aujourd'hui la Géologie se trouve en possession d'une théorie dominante qui, prise dans son intégralité, explique très bien l'histoire de la surface de notre planète. Il est vrai que nous nous trouvons dans une période extrêmement stimulante dans l'histoire de notre science.

Je présume que les participants à ce colloque connaissent en général l'hypothèse de Wegener (1915) dans sa présentation originale et que l'on se rappelle la discussion, souvent agitée, qui eut lieu dès 1910 et jusqu'à 1950 entre les protagonistes de l'hypothèse Wegenerienne et ses adversaires. On peut dire que le moment critique se situa en 1966 et 1967, lorsque quelques chercheurs montrèrent que trois caractères différents de la terre varient dans la même proportion : ce sont les renversements de la polarité magnétique du fond sous-marin, les profondeurs des inversions magnétiques dans des forages du fond de la mer, et les intensités des anomalies magnétiques se prolongeant parallèlement à des crêtes médio-océaniques. Les résultats obtenus ont fourni la base d'une théorie du renouvellement des fonds océaniques de Hess (1962) largement vérifiée par le programme américain de forages profonds JOIDES (Vine et Matthews, 1963).

Les diverses théories de la dérive des continents et de l'expansion du fond océanique ont été réunies dans l'hypothèse de la tectonique des plaques. Les protagonistes de cette hypothèse pensent que la surface de la terre se compose de minces dalles ou plaques rigides de la lithosphère, comprenant continent et croûte de l'océan. Elles s'avancent sur l'asthénosphère dans la partie supérieure du manteau.

En rassemblant les arguments classiques en faveur de la dérive des continents, on trouve qu'ils sont de cinq catégories : paléoclimatologie, paléontologie, géométrie des contours des continents, stratigraphie et structures identiques des côtes opposées des continents.

Récemment, par exemple, Hurley (1967) a comparé les âges de régions voisines sur le continent primaire reconstitué de l'Afrique et de l'Amérique du Sud. L'Afrique Occidentale peut être divisée en deux provinces précambriennes, basées sur des déterminations de K-Ar et Rb-Sr, l'une d'environ 2 000 MA au Ghana et en Côte d'Ivoire, l'autre d'environ 550 MA au Dahomey et au Nigéria. Le rapport de la région africaine avec celle de São Luis du Brésil est parfait. Le même genre de comparaison entre le Brésil (Salvador) et le Gabon donne aussi un rapport excellent.

Un autre type d'investigation concerne l'âge du bouclier des continents. Hurley et Rand (1969) ont démontré que les continents ont été groupés en deux cratons, il y a 1700 MA. L'un des cratons est connu sous le nom de « Laurasie », l'autre sous celui de « Gondwanie ».

Source : MNHN, Paris

## PALÉOMAGNÉTISME

Un autre sujet de recherche, qui a été poursuivi il y a 20 ans, et qui a l'honneur d'avoir été le principal responsable de la renaissance de l'hypothèse Wegenerienne, est celui du paléomagnétisme. Mais, en dépit de ce fait, le paléomagnétisme reste néanmoins le plus discuté des thèmes de la nouvelle tectonique.

En bref, par des déterminations du magnétisme des roches éruptives et sédimentaires, on essaye de savoir si ces roches ont changé de place depuis leur formation primaire, ou si elles sont restées au même endroit. Comme la méthode est encore récente, les antagonistes du paléomagnétisme n'ont pas eu de grandes difficultés à relever des erreurs dans les analyses publiées. Pour ceux de tendance « mobiliste », les résultats des paléomagnétistes sont très valables ; pour ceux qui appartiennent à la tendance « fixiste », ils sont peu convaincants.

## LE RENOUVELLEMENT DU FOND DES MERS

Le renouvellement du fond de la mer a eu lieu par un mouvement continue dans le manteau de la terre. On reconnaît des zones de subduction, où la lithosphère descend, et qui sont situées au-dessous des grandes fosses océaniques. Les crêtes océaniques marquent les ligues de montée de la lithosphère renouvelée. On a calculé qu'il faudrait une durée d'environ 200-300 MA pour un renouvellement total du fond des bassins océaniques. Cela pourrait expliquer pourquoi l'on ne trouve pas de sédiments plus anciens que le Trias. Si cette hypothèse est correcte, l'élargissement du fond océanique a lieu par un mouvement qui s'opère dans une certaine direction à partir de la crête. A l'appui de celle-ci, le projet JOIDES a pu constater que les sédiments deviennent plus jeunes vers les crêtes océaniques, c'est-à-dire que la couverture est plus jeune au voisinage des crêtes que dans les régions côtières opposées des continents (voir Wyllie, 1971, fig. 12-22). Voir aussi fig. 1.

## TECTONIQUE DES PLAQUES

Des observations sur des anomalies linéaires magnétiques et leurs corrélations avec des renversements du champ magnétique de la terre ont fourni des arguments à l'appui de la thèse de Dietz et Hess concernant l'expansion du fond océanique. En 1967 et 1968, quelques géophysiciens, dont Morgan et le Pichon, formulèrent la notion d'une tectonique des plaques selon la proposition que la surface de la terre se compose de quelques plaques rigides, en mouvement les unes par rapport aux autres. Cette interprétation met aujourd'hui en contradiction la notion de Wegener, c'est-à-dire que les continents sialiques flottent sur le sima et peuvent se déplacer ; les grands blocs primaires seraient fissurés, puis fragmentés, leurs divers morceaux allant à la dérive.

Les crêtes océaniques marquent les frontières de formation de la nouvelle croûte. Les fosses océaniques sont les endroits où la croûte est détruite ou refaite.

D'après le modèle fourni par la tectonique des plaques, ce ne sont pas seulement les continents qui sont en mouvement, mais la croûte continentale, fixée partout dans des plaques, comme un bouchon gelé dans un bloc de glace. Les mouvements différentiels sont de l'ordre de quelques centimètres par an.

La sismologie semble être tout à fait en accord avec ce modèle (voir fig. 2 et fig. 3) de la tectonique globale, et les zones orogéniques sont les régions où des mouvements différentiels entre plaques se produisent.

Il n'est possible d'exposer ici qu'un court résumé de la nouvelle tectonique et de toutes ses implications. Wyllie (1971) a écrit récemment un excellent livre sur ce sujet (voir surtout les chapitres 9, 11, 12, 13 et 14 de ce livre). On peut dire que l'hypothèse de la tectonique des plaques donna une explication intégrée et plausible de la totalité de l'activité tectonique actuelle à la surface de la terre.

Source : MNHN, Paris

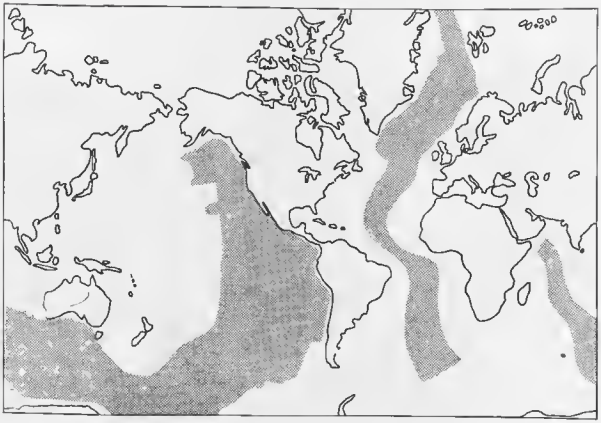


FIG. 1. — Figure schématisant le renouvellement du fond des mers (d'après Wyllie, 1971).

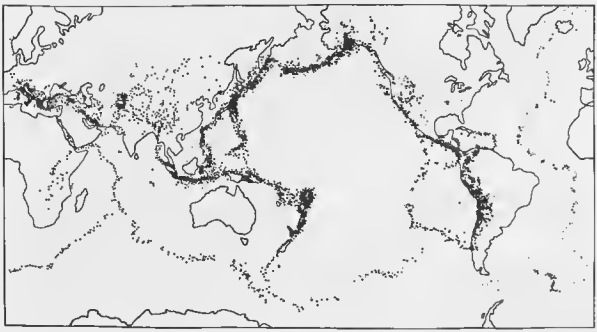


FIG. 2. — Carte de la sismicité mondiale d'après Barazangi et Dorman (1969).

Source : MNHN, Paris

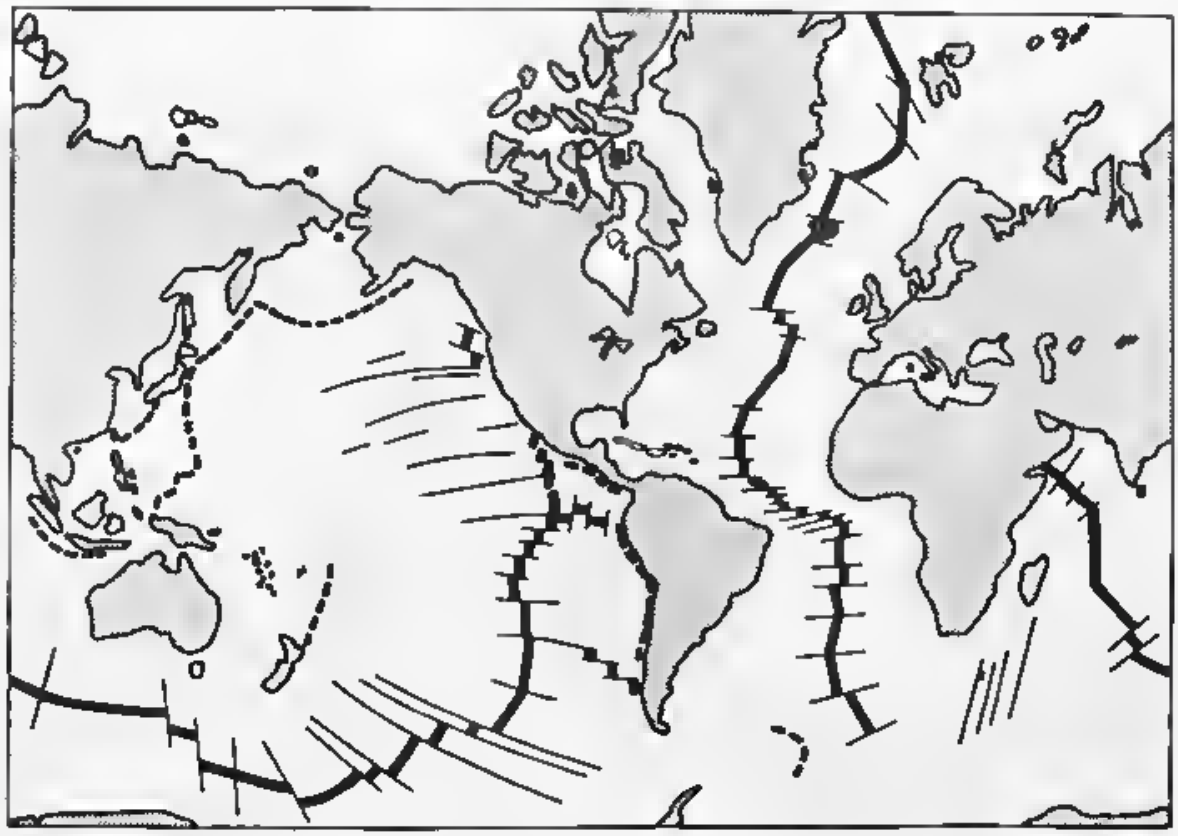


Fig. 3. — Système des plaques principales (d'après le Pichon, 1968).

Cette hypothèse dépend du fait que les déformations asismiques à l'intérieur des plaques sont plus faibles que les mouvements le long des zones sismiques. Le Pichon (MS) en a résumé les principaux traits dans les termes suivants : « L'importance de la stratification des propriétés rhéologiques du manteau ou lithosphère, asthénosphère et mésosphère, la relation étroite entre les déplacements et les contraintes de la lithosphère, et l'activité sismique globale, ainsi que les implications géométriques des déplacements relatifs d'une mosaïque de calottes sphériques rigides et minces à la surface du globe » sont les fondements de l'hypothèse de la tectonique des plaques. Le Pichon considère cette hypothèse comme fournissant un modèle cinématique qui rend compte de l'activité tectonique actuelle.

## LA PALÉONTOLOGIE À L'APPUI DE LA NOUVELLE TECTONIQUE

Malgré des résultats vraiment imposants de toutes les branches de la Géophysique, il apparaît que, sans l'appui de la Paléontologie, et surtout de la biostratigraphie et de la paléobiogéographie, il ne serait pas possible de synthétiser une théorie tout à fait valable pour la dérive des continents, ou, en accord avec des notions modernes mentionnées ci-dessus, peut-être, la dérive des plaques.

Les considérations suivantes sont essentielles pour une discussion des facteurs paléobiologiques. *Premièrement*, répartition géographique des espèces de plantes et d'animaux marins dans les régions clés. *Deuxièmement*, répartition des organismes terrestres. *Troisièmement*, comparaisons portant sur les séries sédimentaires côtières des régions clés. *Quatrièmement*, comparaisons structurelles entre les bassins des côtes opposées des continents séparés. *Cinquièmement*, biostratigraphie des bassins côtiers opposés, comparaison qui présente un intérêt tout particulier. *Sixièmement*, paléontologie et âge des sédiments du fond des mers et des reconstitutions paléo-océanographiques.

Source : MNHN, Paris

Naturellement, ces diverses applications de la paléontologie posent des problèmes particuliers en ce qui concerne la question du traitement taxonomique.

## LES BASSINS CÔTIERS SUD-ATLANTIQUES

Le long des côtes opposées de l'Afrique et de l'Amérique du Sud se trouvent des bassins sédimentaires qui possèdent plusieurs caractères communs, parmi eux : lithologie, structure, faune et flore. Une analyse de ces facteurs montre qu'il existe deux grands groupes de bassins, en partie des bassins méridionaux (Angola, Zaïre, Gabon, Bahia-Sergipe au Brésil), en partie des bassins septentrionaux (comprenant la Côte d'Ivoire, le Sénégal, Potiguar (au Brésil) et Venezuela — la Trinité (Reyment et Tait, 1972). Les bassins du domaine méridional présentent les plus grandes similitudes. Les bassins côtiers clés montrent le développement suivant, de bas en haut :

1) Une série puissante de sédiments continentaux (parfois 500 m) dans un système de grabens ouverts, délimité par des réseaux de failles de décrochement, et qui ont dû débuter par la formation de fosses d'effondrement (Almeida et Black, 1966). Ces sédiments contiennent une faune riche d'ostracodes lacustres, une faune de poissons d'eau douce, et une microflore caractéristique. Ce sont surtout les ostracodes que l'on a étudiées en détail. Krömmelbein (1971) a pu démontrer que les faunes à ostracodes des bassins côtiers de Recôncavo et Sergipe (Brésil) et du Gabon sont à peu près identiques. Le rapport entre ces diverses faunes est plus étroit que celui que l'on trouve, en général, dans un même bassin de sédimentation. Il s'agit là d'une observation étonnante.

2) La formation simultanée, pendant l'Aptien supérieur, de puissants dépôts de sel a été constatée en Angola, au Gabon et au Brésil (Sergipe).

3) L'initiation de conditions marines normales pendant l'Albien moyen et supérieur dans les bassins côtiers.

4) L'étendue des domaines pétrographiques.

## L'ORIGINE DES BASSINS CÔTIERS

Les bassins côtiers de l'Atlantique Sud, mentionnés ci-dessus, ont une forme structurale caractéristique de « semi-graben » (Fonseca, 1966), c'est-à-dire qu'ils sont ouverts sur la mer actuelle et limités, du côté intérieur, par des failles importantes. Si ces bassins avaient possédé pendant le Crétacé inférieur la même structure que celle qu'ils ont aujourd'hui (étant ainsi ouverts sur la mer Atlantique), il serait difficile de se représenter comment 5 000 m de sédiments non-marins pourraient s'y être accumulés (Martin, 1968). Si l'on emploie une interprétation de l'évolution des bassins côtiers, basée sur les hypothèses de la Nouvelle Tectonique, cette difficulté, tout comme celle de l'explication des dépôts salifères, se résoud avec simplicité. Dans le premier cas, les dépôts lacustres ont été accumulés dans des grands lacs d'origine tectonique (cf. le Great Rift Valley de l'Afrique orientale). Dans le deuxième cas, l'élargissement de la fracture (donc, l'Atlantique primordial) a évolué jusqu'à une phase qui correspondrait à la Mer Rouge d'aujourd'hui.

Il est encore difficile d'envisager une situation climatique, où des dépôts puissants de sel pouvaient s'accumuler, si les bassins avaient été ouverts vers la mer. De plus, on remarque que la stratigraphie détaillée des formations sédimentaires est presque identique. Par ailleurs, le temps pendant lequel l'accumulation de sel eut lieu frappe par sa brièveté.

## LES FAUNES A AMMONITES : CONCLUSIONS PALÉO-OCÉANOGRAPHIQUES

Après la partie basale du Turonien inférieur, on constate que la barrière, qui avait empêché l'échange direct des eaux des deux bras de l'Atlantique, semble avoir disparu tout à coup (Fig. 5). Dès lors, la répartition géographique des invertébrés marins du domaine Atlantique ne diffère pas de celle d'aujourd'hui.

Source : MNHN, Paris

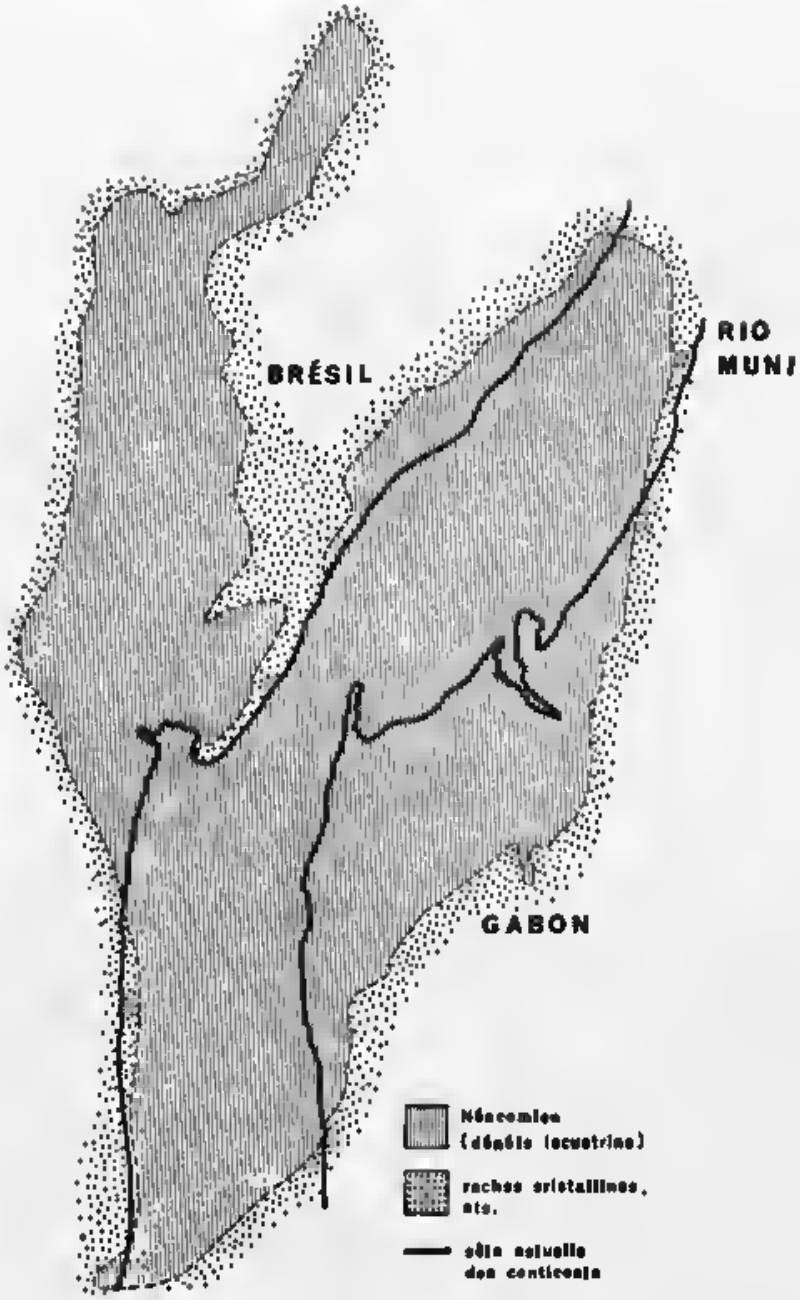



FIG. 4. — Reconstitution du lac « Bahia-Gabon » pendant le Néocomien. Position initiale des continents d'après Bullard et al. (1965).

Source . MNHN, Paris

Fig. 5. — Reconstruction de la mer Atlantique pendant le Turonien inférieur.

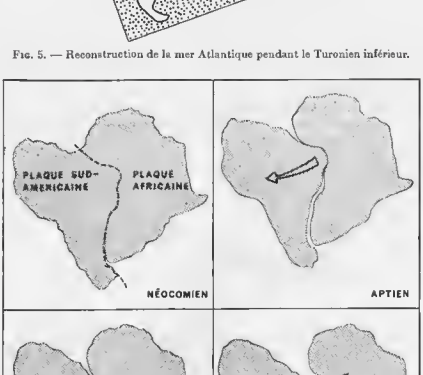



Fig. 6. — *Néocomien* : Formation des plaques de l'Afrique et de l'Amérique du Sud par la rupture de la lithosphère lors de la transition entre le Jurassique et le Crétacé. La frontière entre les deux plaques est marquée par un trait pointillé. Pour les océanologues cet épisode marque la naissance de la mer. La ligne entre les plaques est marquée par des structures de tension et paléogéographiquement par la formation de grands lacs (Fig. 4). *Aptien* : Début de la formation du fond atlantique par la rotation de l'Amérique du Sud. La flèche montre la direction du mouvement. Des dépôts de sel ont été formés dans la mer étroite et peu profonde. *Turonien inférieur* : Élargissement du fond de la mer. Étape précédant l'ouverture définitive de l'Atlantique. *Turonien moyen* : Réunion des deux bras de la mer Atlantique. Le mouvement de l'Amérique du Sud continue par suite de failles transformantes. Les mouvements de rotation ont cessé. La flèche montre la direction de mouvement à partir du Turonien moyen.

Source : MNHN, Paris

Ce fait est particulièrement significatif pour l'interprétation du développement de fa Mer Atlantique. La première personne qui a reconnu ce fait et qui a discuté en détail les implications géologiques d'une telle barrière, est K. Beurlen (1961). Basant ces conclusions sur les différences totales entre fes faunes crétacées du bassin de Potiguar (Rio Grande do Norte, Brésil) et du bassin de Sergipe-Alagoas, plus au Sud, il suggéra que f'Atlantique avait dû rester fermé à cet endroit, jusqu'au Crétacé supérieur (voir Fig. 5). A f'égard de cette observation, il faut décider s'il s'agit d'un pont traversant l'Atlantique Sud, comme s'imaginaient jadis les paléontologuas, ou d'une dérive des deux continents.

Il apparaît que les ammonites sont le groupe le plus important pour préciser le moment où débuta la dérive et ses principsles étapes, et le moment où eut lieu f'ouverture définitive de l'Atlantique, c'est-à-dire sa naissance, car, aprés la mort de l'animal ammonitique, la coquille vide de la plupart des espèces a flotté longtemps, de la même façon que le *Nautilus* actuel (Reyment, 1958; 1970).

Les faunes principales d'ammonites de l'Atlantique Sud, pendant le Crétacé, sont premièrement, la faune à *Elobiceras* (sous-famille Mortoniceratinae de l'Albien supérieur). Cette fauue se limite, presque entièrement, au Nigéria, l'Angofa et le Brésil). La paléobiogéographie du Cénomanien supérieur de l'Afrique septentrionale montre quelques particularités dans la répartition des ammonites.

La transgression cénomanienne est caractérisée par des espèces du genre *Neolobites*, qui se trouvent partout dans la région téthysienne, mais pas dans les gisements cénomaniens des bassins côtiers de l'Atlantique. Le feune à vascocératides du Turonien inférieur joue un rôle clé dans l'interprétation de la paléogéographie de l'Atlantique. Leur répartition montre que pendant le Turonien inférieur il existait une jonction entre la Téthys et l'Atlantique, qui ne dura que peu de temps, et qui eut lieu par une transgression transcontinentale à trsvers le Sahara. On ne trouve pas la faune sud-atlantique et téthysienne à vascocératides dans fa partie septentrionale de l'Atlantique Sud, c'est-à-dire, dans la région au nord d'une ligne Pernambuco-Nigéria.

Dès l'Albien jusqu'au Turonien basal, les faunes à mollusques de la région située au sud de cette ligne hypothétique formèrent une province biologique presque entièrement isolée.

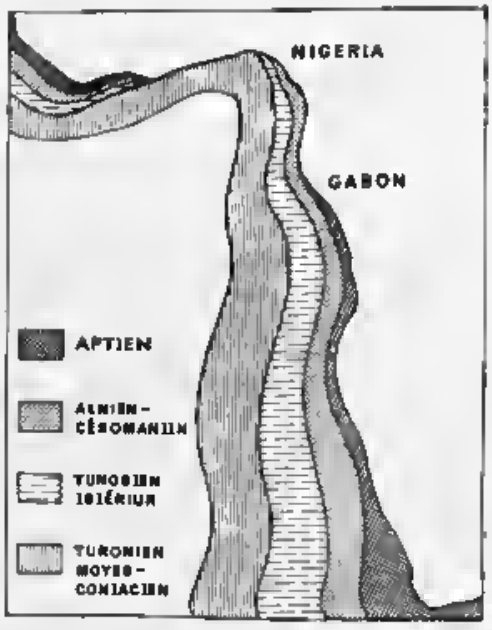



Fig. 7. — Dessin montrant la répartition possible des sédiments Crétacés marins basaux de la partie sud-est de l'Atlantique Sud. Ces sédiments se trouvent sur le fond de l'océan. Ils sont couverts par des dépôts plus jeunes.

Source : MNHN, Paris

## L'ÉTENDUE DES DOMAINES PÉTROGRAPHIQUES

On sait depuis longtemps que chaque domaine pétrologique de la Terre comprend un grand nombre de traits particuliers qui forment une combinaison unique de caractères. Il est donc possible d'employer ce fait dans l'analyse des positions relatives des continents (la même notion est valable pour la répartition de gisements métallifères et on l'a déjà employée dans la prospection des gisements).

La région de l'Atlantique Sud offre un bon exemple de ce type d'analyse. Dans les environs de Recife (Pernambuco, Brésil), à Cabo, on a identifié un granite hyperalcalin qui est comparable à ceux du Nigéria et du Cameroun, où la mise en place d'un grand nombre de complexes annulaires eut lieu entre le Jurassique et le Paléocène (Almeida et Black, 1966). Des datations radiométriques indiquent un âge d'environ 90 MA. Ceci confirme les conclusions basées sur la paléontologie, que les *grands* mouvements de dérive ont dû commencer durant le Crétacé supérieur.

Almeida et Black (1966) ont employé la reconstruction de Bullard et al. (1965) pour confronter les cartes géologiques du Brésil et de l'Afrique occidentale. On a noté que la continuité des directions structurales (Pflug, 1963) se prolonge d'un continent à l'autre. De plus, la nature pétrologique des granites syntectoniques est presque identique et on a souligné la coïncidence des grands linéaments (par exemple, l'accident de Pernambuco se poursuit au Cameroun).

Soulignons enfin les importantes conséquences que la nouvelle tectonique aura pour la prospection minière et pétrolière. Les conceptions qui guident avec succès le travail dans une région d'un continent doivent être applicables à la région opposée de l'autre continent.

## REMERCIEMENTS

Je remercie ici le Professeur Th. Monod de la confiance qu'il m'a témoignée en me chargeant de la préparation de cette note, le Professeur X. le Pichon de m'avoir communiqué un manuscrit essentiel avant publication, le Professeur Hugues Faure d'avoir lu et critiqué la première version de ce travail.

## BIBLIOGRAPHIE

Almeida, F. F. M. & Black, R., 1966. — Comparaison structurale entre le N.E. de Brésil et l'ouest africain. M. S.

Barazangi, M, & Dorman, J., 1969. — World seismicity maps compiled from ESSA coast and geodetic survey epicenter data, 1961-1967. *Bull. Seism. Soc. Amer.*, 59, 369.

Beurlen, K., 1961. — Die paläogeographische Entwicklung des südatlantischen Ozeans. *Nova Acta Leopoldina*, 24, 1-36.

Bullard, E. C., Everett, J. E., & Smith, A. G., 1965. — The fit of the continents around the Atlantic. *Phil. Trans. roy. Soc. London*, A 258, 41-51.

Fonseca, J. L., 1966. — Geological outline of the Lower Cretaceous Bahia supergroup. *Proc. 2nd W. Afr. Micropal. Colloqu.* (Ibadan, 1965), 49-71.

Hess, H. H., 1962. — History of the ocean basins. *In* ' Petrologic Studies ', Buddington Memorial Volume. *Geol. Soc. Amer.*, 599-620.

Hurley, P. M. 1967. — Continued age investigations in Brazil, and implications regarding continental drift. *15th Ann. Progr. Rep. U.S. Atom. Energ. Comm. (Contract AT (30-1)-1381)*, 7-11.

Hurley, P. M. & Rand, J. R. 1969. — Pre-drift continental nuclei. *Science*, 164, 1229-1242.

Krömmelbein, K., 1971. — Non-marine Cretaceous ostracodes andtheir importance for the hypothesis of ' Gondwanaland '. *Proc. 2nd IUGS Gondwana Symp.* (South Africa, 1970), 617-619.

Le Pichon, X., 1968. — Sea-floor spreading and continental drift. *J. geophys. Res.*, 73, 3661-3897.

Le Pichon, X., 1972. — Cinématique de la Tectonique des Plaques (MS).



Source : MNHN, Paris

Martin, H., 1968. — A critical review of the evidence for a former direct connexion of South Africa with Africa. *In : Biogeography and Ecology in South America.* Ed. Fittkau et al., W. Junk, The Hague, 25-53.

Reyment, R. A., 1958. — Factors in the distribution of fossil cephalopods. *Stockh. Contr. Geol.*, 1, 91-184.

Reyment, R. A., 1970. — Vertically inhedded cephalopods shells. Some factors in the distribution of fossil cephalopods. 2. *Palaegeogr., Palaeocl. Palaeoec.*, 7, 103-111.

Reyment, R. A. and Tait, E. A., 1972. — Biostratigraphical dating of the early history of the South Atlantic Ocean. *Phil. Trans. roy. Soc. London*, 264, 55-95.

Vine, F. J. & Matthews, D. H., 1963. — Magnetic anomalies over oceanic ridges. *Nature*, 199, 947-949.

Wegener, A., 1915. — *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane.* F. Vieweg, Braunschweig.

Wyllie, P. J., 1971. — *The Dynamic Earth.* Wiley & Sons, London-New York.

Willm, P., 1967. — Généralités sur la structure des océans. *Techniques marines pour la recherche et l'exploitation du pétrole.* Éditions Technip, 1-8.

Source : MNHN, Paris

# CIRCUM-ANTARCTIC DISTRIBUTION PATTERNS AND CONTINENTAL DRIFT

Lars Brundin

Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden

CONTENTS

1. Introduction
2. Principles of phylogenetic biogeography
3. Main patterns of transantarctic relationship
   3.1. Circum-Antarctic groups of southern origin
   3.2. Circum-Antarctic groups of northern origin
4. Disjunct Gondwanic distribution and continental drift

## 1. — INTRODUCTION

The present symposium is devoted to the problem if there are causal connections between recent intercontinental distribution patterns and Mesozoic geography. The problem is far from new but of high actuality today, when the theory of continental drift is getting generally accepted by geologists and geophysists. However, we are dealing here with nothing more than a theory, even though it seems very well founded and has given rise, during the past five years, to the new theory of plate tectonics. Here the historical biogeographer cannot simply accept or dismiss. As a paleogeographer he remains an outsider. It is his duty to approach the matter as an evolutionist, without prejudice; and he must be fully aware that the weight of his biological contribution is proportionate to the consistency of his application of the principles of phylogenetic biogeography.

## 2. — PRINCIPLES OF PHYLOGENETIC BIOGEOGRAPHY

The primary reason for the still remaining uncertainty as to the meaning of many intercontinental distribution patterns is insufficient knowledge of the structure of the phylogenetic relationships existing between the disjunct or more or less overlapping subgroups of an actual group. Moreover, it seems still not to be generally perceived that a further demand for a realistic discussion of the history in time and space of a group is knowledge of the sister group.

*Phylogenetic biogeography* is the study of the history in time and space of the supraspecific evolutionary units, i.e., the monophyletic species groups.

This definition is a consequence of our insight that nature has created a system of its own that is in principle hierarchic. The units of this truly phylogenetic system are the biological species and

Source : MNHN, Paris

the strictly monophyletic species groups all of which have individuality and reality. Hence it is clear that dispersal and evolutionary change have been realized in time and space within orderly hierarchical sequences of successively subordinate monophyletic groups. Without proper reconstruction of the latter, we cannot make a realistic reconstruction of the history of life in time and space.

For the reconstruction we have to resort to a three-step procedure comprising (1) a broad comparative study of the character patterns of the world fauna of a group, (2) investigation of the position of homologous characters in transformation series (the anagenetic analysis), and (3) the phylogenetic-biogeographical synthesis. The latter includes establishment of strict monophyly by exclusive use of synapomorphy, i.e., joint possession of unique specializations, and search for sister groups by additional use of the geographical distribution of the actual species. It is the correlated pattern of *geographical replacement* displayed by the reconstructed sister-group system that elucidates the history in time and space of a group.

However, proper conclusions as to areas of origin and directions of dispersal cannot be performed without additional application of the principle that *dispersal*, seen in the time perspective, is a multiple process including progression in space, evolutionary change (i.e., development of comparative derivativeness), and speciation by cleavage of an ancestral gene pool. It is because of this insight that we are able to establish the fundamental biogeographical principle that a primitive group at least primarily is closer to the area once occupied by the ancestral species than is the comparatively derivative sister group.

Misinterpretations of the causal connections involved here are the reason for the old and widespread conception (still maintained by Darlington, 1965) that the southern continents have functioned as receivers and preservers of old, primitive groups driven southwards from a northern continental block that has functioned as a constant cradle for new, progressive groups. This line of thought means a violation of the principles of dispersal and speciation. Indeed, phylogenetic evolution in time and space cannot be compared with the wave pattern that is formed when a stone is thrown into the water and where the first-born waves are peripheral. Multiplication of species is normally the result of unequal cleavage of the gene pool of a stem species (cf. Brundin, 1972 *b*), and a comparatively derivative species (species group) is just as old as its primitive sister species (group).

Widespread is also the view that the history of a group cannot be reconstructed without support of a comprehensive fossil record. This is only partly true and valid foremost for old relict groups poor in species, for example, Monotremata, *Sphenodon*, *Leiopelma*, where informative patterns of geographical replacement are not available (Brundin, 1972 *a*). When asking for fossils the biologist often seems to forget that adequate use of a fossil requires *previous reconstruction* of the hierarchy formed by the recent species of the actual group. On the other hand, even if that requirement would be fulfilled, a fossil very rarely is so well preserved that its position in the phylogenetic hierarchy can be exactly established (cf. Hennig, 1969). As a matter of fact, the accessibility of a group to phylogenetic-biogeographical synthesis is different for different reasons, and a good fossil record is not necessarily more important than several other prerequisites (cf. Brundin, 1966 : 438-439 ; 1967 ; 1972 *a*).

Finally, another general consideration. The biota of the different continents consist of elements of different age and with a different history ; but practically every element is composed of faunal and floral components with a common history in time and space. Hence it can be anticipated that a reconstruction of the history of a few components will mirror some of the main trends in the history of a whole biogeographical element, no matter whether the objects selected are plants or animals, insects or birds. Facing the immense time perspective involved in the history of groups of Mesozoic age, it would evidently be delusive to suppose that different means of dispersal have played an appreciable role for the development of the great intercontinental distribution patterns. Continental faunas and floras seem to move together, step by step. Successful long-distance dispersal by one or a few individuals is a marginal phenomenon that cannot influence the main patterns. As to these matters, I wish to refer especially to the comprehensive and eloquent works of Croizat (1958, 1960, 1962, 1968).

Source : MNHN, Paris

## 3. — MAIN PATTERNS OF TRANSANTARCTIC RELATIONSHIPS

Since the time of Darwin, Hooker and Wallace, the history behind the circum-Antarctic distribution patterns has been one of the great problems of historical biogeography. How can it be that so many southern plant and animal groups are represented by subordinate groups in southern South America, Australia, New Zealand, and, sometimes, also southern Africa, areas that are now separated by vast expanses of sea and a great ice-covered continent ?

The botanist Joseph Hooker, who had a more intimate survey of the matter, based on personal field work, than any of his contemporaries, arrived at the view (in 1853) that there has been an important centre of evolution in the south, and that the present disjunct groups all are members of a once more extensive southern flora, which has been broken up by geological and climatic causes. Hooker's view has been contended by many later biogeographers, independently of their attitude to the theory of Wegener. However, most biogeographers seem to have been firm believers in the permanency of the geographical main features. According to them the circum-Antarctic distribution patterns are the result either of accidental long-distance dispersal in the south, partly via subantarctic islands and an ice-free Antarctic continent, or of independent dispersal from the north.

The faithful adherence to incompatible explanations by different camps alluded to above, which has been one of the main characteristics of traditional biogeography, is closely connected with the general use of inconclusive arguments. The acceptance of the principles of phylogenetic systematics introduced by Hennig (1950, 1953, 1957, 1966 *a*) is still in its infancy. It is a remarkable fact, however, that all biogeographical applications on a major scale of those principles that have been made as yet, refer to limnic arthropods and have been devoted more or less directly to the problem of transantarctic relationships. There are significant reasons (Brundin, in press) for the accordant concentration of these recent biogeographical efforts, which refer to the following works : Best, 1964 (Hydrachnellae) ; Brundin, 1963, 1965, 1966, 1967, 1970, 1972 *a*, (Diptera, Chironomidae) ; Illies, 1960, 1961, 1963, 1965 *a*, *b*, *c*, (Plecoptera) ; Schminke, 1973 *a b* (Syncarida, Bathynellacea). These papers are all based on comprehensive personal field work in the southern continents.

The results of the above investigations confirm and elucidate the view of Hooker. Through the reconstruction of the hierarchies involved in the circum-Antarctic distribution patterns formed by the stoneflies and chironomid midges of the southern mountain streams and by the subterranean Bathynellacea of the gravelly beds of those streams, it has been demonstrated conclusively that we are faced with series of monophyletic groups of high age, whose disjunct subgroups are forming orderly, multiple patterns of transantarctic sister-group relationships.

The fact that interstitially living crustaceans of the ground water are involved in transantarctic relationships, stands out as a practically uncontradictable biological proof of the former existence of continuous connections between the southern lands.

Moreover, the structure of the phylogenetic relationships and the patterns of geographical replacement shown by the actual groups give clear evidence of paths and directions of dispersal and of areas of origin, which illustrate important trends in the history of life since the Permian. Fundamental is the insight that there are two main patterns of transantarctic relationship, one of which being formed by groups of southern origin, the other by groups of northern origin.

### 3.1. — *Circum-Antarctic groups of southern origin.*

Most closely analysed are the subfamilies Podonominae, Aphroteniinae, and Diamesinae among the Chironomidae. They stand out as parts of a world pattern of amphitropical distribution and old transtropic dispersal northwards via East African highlands. The marked primitiveness of the southern representatives is a demonstration of the southern origin of these subfamilies. Against that background it is of interest to note that they still play a prominent quantitative and qualitative role in the fauna of the southern mountain streams.

The following pattern of southern hemisphere relationships is demonstrated by the chironomid midges (Fig. 1-3) : Within each subfamily the group of southern Africa forms the sister group of a

Source : MNHN, Paris

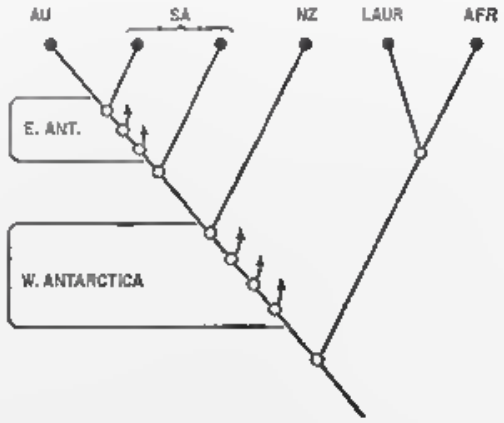



FIG. 1. — The connection between phylogenetic relationship, relative age and geographical distribution in cold-adapted chironomid groups of austral origin. Circles with attached arrows indicate the multiple occurence of accordant transantartic connections within a monophyletic group. The different evolutionary and biogeographical role played by East and West Antarctica after the separation of South Africa from the other southern lands in the Upper Jurassic is also indicated. (From Brundin, 1970.)

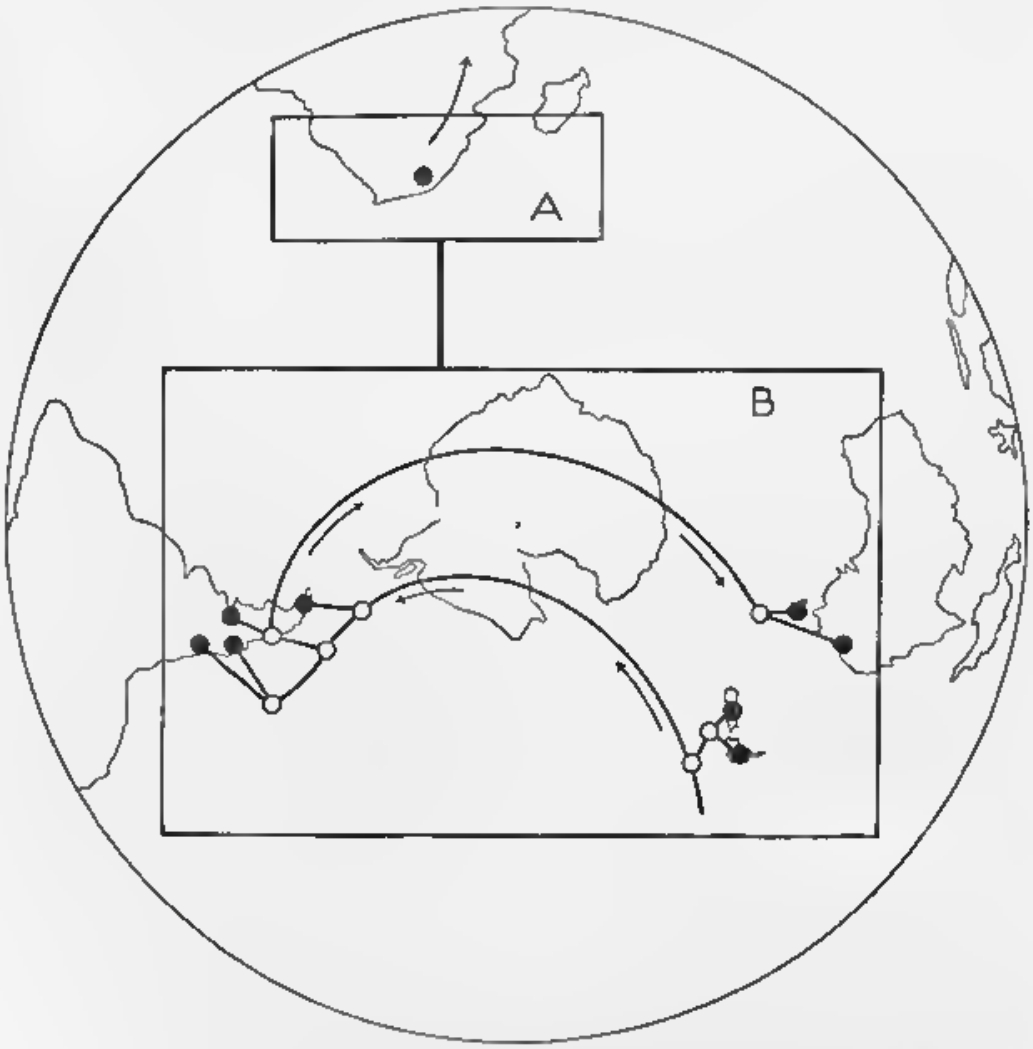



FIG. 2. — Circum-Antarctic distribution and inferred transantarctic dispersal in the subfamily Podonominae (Diptera, Chironomidae). A : the tribe Boreochlini ; B : the tribe Podonomini. The phylogenetic diagram (within the frame of " B ") refers to the situation in the genus *Podonomus*, where the species group of New Zealand is plesiomorphic and the species group of Australia is apomorphic in relation to the corresponding sister groups in South America. (From Brundin, 1972 *a*.)

Source : MNHN, Paris

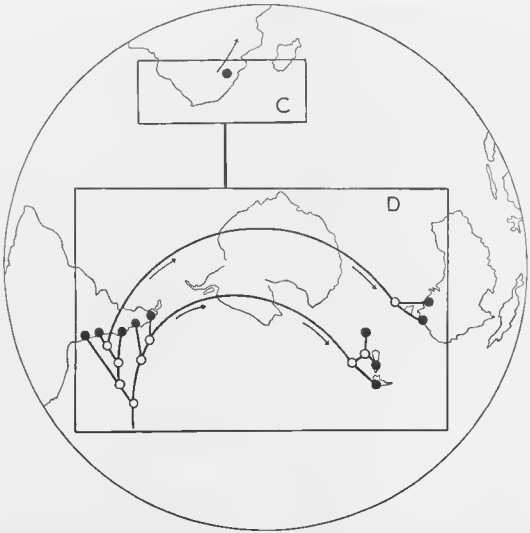



FIG. 3. — Circum-Antarctic distribution and inferred transantarctic dispersal in the subfamily Diamesinae (Diptera, Chironomidae). C : the Diamesae ; D : the Heptagyiae. The phylogenetic diagram (within the frame of " D ") refers to the situation in the tribe Heptagyini, where the group of New Zealand (genus *Maoridiamesa*) and the group of Australia (the *tonnoiri* group of the genus *Paraheptagyia*) are both apomorphic in relation to the corresponding South American sister groups. (From Brundin, 1972 *a*.)

group comprising all the groups of Andean South America, Australia-Tasmania and New Zealand. (Aphroteniinae are not present in New Zealand.) Moreover, within each subfamily all groups of Australia-Tasmania (together 12) and all groups of New Zealand (likewise 12) have their closest relatives, i.e. sister groups, in distant South America.

This pattern is strong indication(1)that direct connections have existed between (southern) Africa and the other southern lands, but that these connections have been cut very early,(2)that there has been a direct connection between Australia, East Antarctica and South America,(3)that another connection between New Zealand, West Antarctica and Andean South America has formed a peripheral arc enabling comparatively independent evolution and dispersal,(4)that the Tasman Sea has functioned as an effective barrier, even to winged chironomid midges.

The junction in southern South America of the two Antarctic routes of dispersal point to the possibility that essential parts of the hierarchies formed by th e recent groups of South America evolved

Source : MNHN, Paris

in Antarctica. Another indication of this may be the fact that the strongly diversified south Andean Podonominae fauna still is quite as richly represented in the Magellanic area (42 species, some endemic) as in the Valdivian area far to the north (43 species).

The multiple transantarctic relationships shown by the stoneflies, all refer to the strictly monophyletic suborder Antarctoperlaria (Zwick, 1969), wich is wholly confined to the southern hemisphere and forms the primitive sister group of the northern suborder Arctoperlaria comprising the rest of the world fauna of Plecoptera. The Antarctoperlarian stoneflies are richly diversified in temperate South America, south-eastern Australia, Tasmania, and New Zealand. But they lack in southern Africa, probably due to extinction caused by climatic changes. Unfortunately, a close comparison with the Chironomidae pattern is not possible, because the relationships of the Antarctoperlarian subgroups of Australia and New Zealand still are not completely known (cf. Zwick, 1969).

However, we learn from the Chironomidae that southern Africa is inhabited by groups of comparatively high age, whose phylogenetic and geographical position is fundamental for an interpretation of the history of the major units. After the isolation of the old African groups of the subfamilies Podonominae, Aphroteniinae and Diamesinae, there must have been comprehensive evolution and dispersal within Antarctica and adjoining continental areas. However, the Australian chironomid groups are all derivative in relation to their corresponding sister groups in South America, which indicates one-way dispersal from East Antarctica to Australia.

This function of Australia as a receiver of derivative southern groups seems to differ strikingly from the picture indicated by the Antarctoperlaria and certain other primitive insect groups, to which Australia evidently has functioned as an important centre of evolution. However, the chironomids are much younger than groups like Plecoptera (see below), and I am tempted to conclude that the role of Australia as an important centre of origin for cold-stenothermal groups had an early maximum during the Permian and Lower Mesozoic and has then declined because of geographical and climatic changes.

Our survey of these matters is still limited. The chironomids are still the only major southern group that has been analysed in detail, and there is reason to expect that equivalent analyses of other groups will reveal the existence of more or less dissimilar patterns. This is first and foremost the case with groups of northern origin which have developed their transantarctic relationships secondarily.

### 3.2. *Circum-Antarctic groups with northern origin.*

In 1970 I made the supposition that to groups of northern origin, areas to the north of present Australia may have served as a forking point for further dispersal southwards, partly along East Australian highlands, partly along the Inner Melanesian Arc to land areas now represented by New Caledonia and New Zealand. "Dispersal of that kind would give rise to direct sister-group relationships across the Tasman Sea. Given sufficient time and further progression of the groups via West or East Antarctica (or both), the end result of the presupposed transtropic dispersal would be a case of *secondary* transantarctic relationship, in contrast to the *primary* transantartic relationship displayed by groups of southern origin with amphi-Antarctic distribution." (Brundin, 1970.)

Schminke's comprehensive study of subterranean Bathynellacea of the family Parabathynellidae confirms the soundness of the above conception, which does presuppose a pattern of transantarctic relationship just opposite to that one demonstrated by chironomids of southern origin. It is shown by Schminke that the Parabathynellidae had their area of origin in East Asia and that one main branch, reached the Australia-New Zealand sector from the north. There are sister-group relationships and, in one case, species identity across the Tasman Sea. The further dispersal via Antarctica to South America is demonstrated by the *Chilibathynella* group, whose South American species all are derivative in relation to their closest relatives in Australia. Another parabathynellid main branch, the *Ctenobathynella* group, dispersed from Eurasia into tropical Africa and from there into tropical South America. Hence the two parabathynellid branches meet in the latter continent and are represented there by the most derivative species of each.

Source : MNHN, Paris

## 4. — DISJUNCT GONDWANIC DISTRIBUTION AND CONTINENTAL DRIFT

From the above discussion it is evident that the structure of the phylogenetic relationships existing between the disjunct elements of three different subfamilies among the Chironomidae corresponds well to the quality of the arguments (cf. Hennig, 1960, 1966 *b*) that have to be used as evidence for the former existence of more or less continuous transantarctic migration routes. The picture of Antarctica as an integral part of a former unitary southern centre of evolution is strengthened by the witnesses delivered by the Antarctoperlarian stoneflies. But truly conclusive biological evidence that the southern lands have been connected just according to a Gondwanic pattern is delivered by the Parabathynellidae, not only because these small crustaceans are subterranean, but also because their occurrence in South America is due to separate dispersal partly from Australia via Antarctica, partly from tropical Africa via an area now occupied by the South Atlantic.

However, before we accept the theory that the southern disjunct distribution patterns of Chironomidae, Plecoptera and Parabathynellidae are consequences of the earlier unity and later fractioning of the old Gondwanaland, we are forced to investigate the relation between the absolute age of those groups and the actual geological time scale.

Geologists and geophysists now seem to agree that the disruption of Gondwanaland did not start later than in the Jurassic and that the separation of southern Africa from East Antarctica and the Patagonian block occurred during the Upper Jurassic to Lower Cretaceous (roughly 150-140 million years ago). Disjunct southern groups with occurrence also in southern Africa must be at least of Upper Jurassic age in order to fit confidently into the Gondwanic pattern.

That this requirement is fulfilled by the Chironomidae, has been firmly established through the recent finding of a completely preserved specimen in amber from the lowermost Lower Cretaceous (Neocomian) of Lebanon (Schlee and Dietrich, 1970). The specimen, which is 120-140 million years old, represents an extinct genus of the subfamily Podonominae (cf. above) and seems to be very closely related to the recent *Boreochlus* group of Laurasia. The latter is the derivative sister group of the very primitive *Archaeochlus* group of the Drakensberg (southern Africa). The occurence of a comparatively derivative member of the tribe Boreochlini of the subfamily Podonominae at the northern margin of Gondwana during the Neocomian, proofs that the history of Chironomidae goes well back into the Jurassic (cf. Brundin, 1972 *a*).

However, compared with the Plecoptera and Bathynellacea, the chironomid midges are a fairly young group. We have reason to suppose that the former are both of Upper Paleozoic age. It seems probable that *Stenoperlidium* from the Upper Permian and Upper Triassic of New South Wales represents an extinct subgroup of Antarctoperlaria (Hennig, 1969 : 325). Bathynellacea (Malacostraca : Syncarida) are not known as fossils, but there is strong circumstantial evidence that they are forming one of the oldest groups of the limnic fauna (cf. the comprehensive discussion by Noodt, 1965).

Referring to the above biological evidence, I find that we are forced to conclude that the southern disjunct distribution patterns of chironomid midges, stoneflies, and subterranean crustaceans that have been analysed according to the principles of phylogenetic biogeography, all evolved in direct connection with successive fractioning, by continental displacement, of formerly continuous distribution areas. In other words, the geographical displacements shown by some old groups among the limnic arthropods cannot be explained without reference to the theory of continental drift and plate tectonics. Indeed, there is reason to claim that the special nature of those patterns stands outas strong biological evidence for the soundness of the actual geologic-geophysical theory.

However, before finishing I cannot omit to point at the problem raised by the presence in Australia of members of an " old northern element " (Mackerras, 1970) that is represented by derivative offshoots in South America. If the Bathynellacea are taken as an example of this, I think it must be admitted that their dispersal from East Asia into Australia (resulting in subsequent dispersal via Antarctica to South America) cannot have taken place after the fractioning of Gondwana and the following, post-Eocene contact between Indonesia and Australia-New Guinea. The Bathynellacea case demands continuous connection between South-East Asia and Australia at some point of time

Source : MNHN, Paris

before the start of the fractioning of Gondwana. I am here touching upon a matter where even recent contributions to plate tectonics are of very limited help. In the latest reconstructions of Pangaean geography (cf., for example, Dietz and Holden, 1970, Dewey, 1972), we are faced with a vast gap between South-East Asia and Australia. This seems incompatible with the results of phylogenetic biogeography.

As to these matters, I think the biogeographer cannot but refer to Carey's discussion of plate tectonics and his hypothesis of an expanding globe, that has been supported by Heezen and Holmes (cf. Carey, 1958; Holmes, 1965). Through reversal of the deformations and strains of post-Paleozoic age indicated by orogenic belts, rifts and shear systems, Carey has tried to make a rigorous reconstruction of early Mesozoic paleogeography. With respect to our problem, it is of special interest that Carey's Pangaea shows a close connection between Australia and South-East Asia-Indonesia, which he considers as one of the important results of his analysis (cf. Carey, Fig. 46 c). Carey worked with spherical tracings of the globe, but a general fit of the Pangaean sections was not possible until he assembled his tracings on a globe considerably smaller than the earth of today. On the other hand, when using a globe corresponding to the earth of the present radius, he could reconstruct satisfactorily any sector he might choose but never the whole.

Although there are several problems raised by the theory of plate tectonics that cannot be explained conclusively today, there is evidently good reason to regard it as a major advancement. The young theory is here to stay; and to the biologists the rapidly increasing understanding of how the continents have moved in time and space after the breakup of a single land mass Pangaea, is a challenge calling for intensive, critical exploration of the biogeographical corollaries.

## REFERENCES


Besch, W., 1964. — Systematik und Verbreitung der südamerikanischen rheophilen Hydrachnellen. Beitr. neotrop. Fauna 3 (2) : 77-194.

Brundin, L., 1963. — Linnic Diptera in their bearings on the problem of transantarctic faunal connections. *In* J.L. Gressitt (editor), Pacific Basin Biogeography : 425-434. Bishop Museum Press, Honolulu.

Brundin, L., 1965. — On the real nature of transantarctic relationships. Évolution 19 : 496-505.

Brundin, L., 1966. — Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae, Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. K. svenska Vetensk. Akad. Handl. (4) 11 : 1-472.

Brundin, L., 1967. — Insects and the problem of austral disjunctive distribution. Ann. Rev. Entom. 12 : 149-168.

Brundin, L., 1970. — Antarctic land faunas and their history. *In*. M. W. Holdgate (editor), Antarctic Ecology : 41-53. Academic Press, London and New York.

Brundin, L., 1972 *a*. — Phylogenetics and biogeography, a reply to Darlington's practical criticisms of Hennig-Brundin. Syst. Zool 21 : 69-79.

Brundin, L., 1972 *b*. — Evolution, causal biology, and classification. Zool. Scripta 1 : 107-120.

Carey, S. W., 1958. — The tectonic approach to continental drift. *In* Continental Drift : A Symposium, University of Tasmania : 117-355. Hobart.

Croizat, L., 1958. — Panbiogeography. Caracas. Vols. 1-3, 2749 pp.

Croizat, L., 1960. — Principia botanica. Caracas. 1821 pp.

Croizat, L., 1962. — Space, time, form : the biological synthesis. Caracas. 882 pp.

Croizat, L., 1968. — Introduction raisonnée à la biogéographie de l'Afrique. Mém. Soc. Broter. 20 : 1-451.

Darlington, P. J., Jr. 1965. — Biogeography of the southern end of the world. Distribution and history of far-southern life and land, with an assessment of continental drift. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 236 pp.

Dewey, J. F., 1972. — Plate tectonics. Sciant. Am. 226, 5 : 56-68.


Source : MNHN, Paris

DIETZ, R. S. and HOLDEN, J. C. 1970. — The breakup of Pangaea. Scient. Am. 223, 4 : 30-41.

HENNIG, W., 1950. — Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin. 370 pp.

HENNIG, W., 1953. — Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Entomol. 3, Sonderheft : 1-85.

HENNIG, W., 1957. — Systematik und Phylogenese. Ber. Hundertjahrf. Deut. Entomol. Ges. Berlin 1956 : 50-71.

HENNIG, W., 1960. — Die Dipterenfauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. Beitr. Entomol. 10 : 221-329.

HENNIG, W., 1966 *a*. — Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana.

HENNIG, W., 1966 *b*. — The Diptera fauna of New Zealand as a problem in systematics and zoogeography. Translated from German by P. Wygodzinsky. Pacific Insects Mon. 9 : 1-81.

HENNIG, W., 1969. — Die Stammesgeschichte der Insekten. Verlag von W. Kramer, Frankfurt am Main.

HOLMES, A., 1965. — Principles of physical geology. Thos. Nelson Ltd., London and Edinburgh. 1288 pp.

HOOKER, J. D., 1853. — The botany of the Antarctic voyage of H. M. discovery ships *Erebus* and *Terror* in the years 1839-1843. II. Flora Novae-Zelandiae. Introductory Essay : I-XXXIX. Lovell Reeve, London.

ILLIES, J., 1960. — Phylogenie und Verbreitungsgeschichte der Ordnung Plecoptera. Verh. Deut. Zool. Ges. Bonn/Rhein 1960 : 384-394.

ILLIES, J., 1961. — Verbreitungsgeschichte der Plecopteren auf der Südhemisphäre. Verh. 11. Int. Kongr. Ent. Wien 1960, I : 476-480.

ILLIES, J., 1963. — Revision der südamerikanischen Gripopterygidae (Plecoptera). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 36 : 145-248.

ILLIES, J., 1965 *a*. — Verbreitungsgeschichte der Gripopterygiden (Plecoptera) in der südlichen Hemisphäre. Proc. 12. Int. Congr. Ent. London 1964 : 464-468.

ILLIES, J., 1965 *b*. — Entstehung und Verbreitungsgeschichte einer Wasserinsektordnung (Plecoptera). Limnologica 3, 1 : 1-16. Berlin.

ILLIES, J., 1965 *c*. — Phylogeny and zoogeography of the Plecoptera. Ann. Rev. Ent. 10 : 117-140.

MACKERRAS, I. M., 1970. — Composition and distribution of the fauna. *In* The Insects of Australia : 187-203. Melbourne University Press. 1029 pp.

NOODT, W., 1965. — Natürliches System und Biogeographie der Syncarida (Crustacea, Malacostraca). Gewäss. Abwäss. 37/38 : 77-186.

SCHLEE, D., and DIETRICH, H. G., 1970. — Insektenführender Bernstein aus der Unterkreide des Libanon. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1970 : 40-50.

SCHMINKE, H. K., 1973 *a*. — Beiträge zur Evolution, Systematik und Verbreitungsgeschichte der Parabathynellidae (Bathynellacea, Malacostraca). Verh. Acad. Wiss. Lit. Mainz, Math.-nat. Kl (in press).

SCHMINKE, H. K., 1974. — Mesozoic intercontinental relationships as evidenced by Bathynellid Crustacea. (Syncarida : Malacostraca). Syst. Zool., 23, nº 2 : 157-164.

ZWICK, P., 1969. — Das phylogenetische System der Plecopteren als Ergebnis vergleichend anatomischer Untersuchungen (in press.) Preprint, Kiel 1969.

Source : MNHN, Paris

## DISCUSSION

*Intervention de M. le Professeur P. G. MARTIN.*

I invite Prof. Brundin's comments on the following general propositions.

Suppose two separate continents A and B now contain Sister groups, the group in B being derivative in relation to that in A. There are at least two possible explanations. *First*, the group originated in A and sometime in the past dispersal occurred from A to B. *Second* the groups has a common geographic origin (e.g. in A + B) but since physical separation occurred, continent A has undergone little climatic change while B has changed more.

Further, suppose that A and B were originally in contact, both spread over a range of latitudes from temperate to sub-tropical ; continental drift separated A towards the Equador (so that temperate areas tended to disappear but nat sub-tropical) and B towards A pole (so that sub-tropical areas tended to disappear but not temperate). Then, following drift, temperate groups will tend to remain ancestral in B and derivative in A, while sub-tropical groups will tend to remain ancestral in A and derivative in B.

Le point de vue soutenu par le Professeur L. Brundin en réponse à l'intervention du Professeur P. G. Martin a été inclus dans le texte de sa communication.

Source : MNHN, Paris

# MESOZOIC DISPERSAL OF TERRESTRIAL FAUNAS AROUND THE SOUTHERN END OF THE WORLD

Joel CRACRAFT

Department of Anatomy University of Illinois at the Medical Center Chicago, Illinois 60680

**Summary**. — This paper considered the relationship between late Mesozoic-early Cenozoic paleogeography and the evolution and dispersal of vertebrates in the Southern Hemisphere. The major points raised are as follows :

1. There is now sufficient evidence from geology to show that the separations of the Gondwana continents took place in the Late Cretaceous-early Cenozoic. The final land connection between Africa and South America was about 90 m. y. ago in the Late Cretaceous. New Zealand separated from West Antarctica about 80 m.y. ago. Australia moved northward from East Antarctica sometime in the Eocene, about 43-45 m.y. ago. Finally, the Andean Cordillera-Antarctic Peninsula mountain chain fragmented to form the Scotia Arc most likely in the early Cenozoic.

2. Biogeographic hypotheses should be based, whenever possible, on a prior phyletic analysis. The main goal then is to construct hypotheses about the location of ancestors. In so doing the center of origin of a group can be shown to be the place where the phyletically primitive taxa are located.

3. South America and Africa share a large vertebrate fauna that most probably evolved from a common fauna inhabiting a once-united supercontinent. This fauna includes numerous fishes (catfishes, characids, cichlids), amphibians (pipids, bufonids, leptodactylids, microhylids), reptiles (teiids, lacertids, boas-pythons, geckos), birds (rheas-ostriches), but apparently no mammals.

4. South America and Australia also share a fauna that must have dispersed through East Antarctica, but it is less diverse than that characterizing the South America-Africa interchange. Included here are fishes (probably osteoglossomorphs), amphibians (leptodactylids), birds (cassowaries-emus, megapodes, probably others), and mammals (monotremes, marsupials).

5. Of all the southern continents New Zealand shows the least diverse vertebrate fauna. Still, some elements probably arrived from South America via West Antarctica : leiopelmatid frogs, sphenodontid lizards, and moas-kiwis.

6. There is no evidence suggesting predrift interchange of vertebrates between Africa and Australia (via Antarctica) or between Australia and New Zealand.

7. The paucity of southern vertebrate elements on New Zealand as compared to Australia can be accounted for by (a) the earlier separation of New Zealand, and (b) the archipelagic nature of the dispersal route through West Antarctica.

8. Invertebrates appear to show similar patterns of dispersal as the vertebrates.

9. The relative ages of the sister-group connections of each fauna appear to be related, to some degree, to the times of separation and therefore to the length of isolation. Africa and South America, in general, share sister-groups of family rank or higher, as do also New Zealand and South America. The faunas of Australia and South America are separated not only at the family-rank but also at subfamily and generic rank.

10. The final separations of the Gondwana continents undoubtedly did much to increase taxonomic diversity by facilitating isolation and subsequent differentiation of the faunas.

**Acknowledgements**. — I especially want to thank Professor Th. Monod for inviting me to present this paper at the 17th International Congress of Zoology. Many people have influenced my ideas, either through

Source : MNHN, Paris

their papers or in conversation. I am very grateful, however, to the following biologists who were particularly helpful : P. H. Greenwood, A. Keast, K. F. Liem, M. C. McKenna, G. J. Nelson, G. Underwood, and R. Wassersug. I also want to thank many geologists who have provided needed information, especially P. J. Coney, I. W. D. Dalziel, D. H. Elliot, J. R. Griffiths, W. Hamilton, and D. E. Hayes. I am grateful to the American Society of Zoologists, through J. Corliss, for providing me with a travel grant to attend the congress.

Source : MNHN, Paris

## INTRODUCTION

The problem of Southern Hemisphere biogeography and its relationship to the paleogeographic history of the southern continents has interested biologists for many years (see, for example, Hedley, 1912; Harrison, 1924; Olivier, 1925; Wittmann, 1934, 1935; Simpson, 1940; Mayr, 1952; Darlington, 1957, 1965; Fleming, 1962, 1963; Knox, 1963; Brundin, 1965, 1966, 1970; Reig, 1968; Gaskin, 1970; Keast, 1971, 1973; Raven and Axelrod, 1972; and many papers on specific groups, some of which are cited below). Because great controversy continually surrounded the geological evidence for and against continental drift, the first half of this century saw vigorous debate among biologists as to the usefulness of their data in shedding light on the different geological hypotheses, and also the extent to which geological evidence explained the distribution of southern biota. Unfortunately, the biological data themselves were often interpreted in light of preconceptions about earth history. As a consequence, the majority of workers seemed to find support for stable continents in the biological data, and many vehemently denied the possibility of continental drift. Indeed, the stable continent tradition still influences some biogeographers as evidenced by statements that if drift occurred, it was too far in the past to influence the distribution of most of the Recent vertebrates (e.g., Darlington, 1964, 1965, 1970; Mayr, 1972).

The last ten years have seen a remarkable advance in our knowledge of the earth. For nearly all geologists, continental drift is now an accepted fact and an important facet of what is termed the New Global Tectonics (Morgan, 1968; Dickinson, 1971; Dewey, 1972; McKenzie, 1972). Our knowledge of past continental positions and times of separation and drift is rapidly increasing and is certain to become more definitive in the next few years. It is also increasingly evident that plate tectonics will have an important impact on biological science, especially evolutionary biology (Jardine and McKenzie, 1972; Valentine and Moores, 1972; Axelrod, 1972; Axelrod and Raven, 1972; McKenna, 1972). For the biologist interested in the biogeography of the Southern Hemisphere, perhaps the most important aspect of these new geological data is that we can now be fairly certain that most of the southern continents maintained interconnections well into the Cretaceous (evidence reviewed below). This means, of course, that most families of Recent vertebrates, or their immediate ancestors, were in existence when it was possible to disperse overland among the southern continents.

Most previous discussions of Southern Hemisphere biogeography and continental drift have emphasized invertebrate groups or plants (see many of the papers cited above). In general, those papers treating the problem of vertebrate distribution either have tended to argue against or at least questioned the importance of drift for the dispersal of most of the Recent vertebrate families (e.g., Simpson, 1940; Darlington, 1965; Keast, 1971: 355-356; Mayr, 1972). In this paper I want to review some of the evidence which supports the thesis that continental drift was of paramount significance in determining the early patterns of evolution and dispersal of Recent vertebrates (see also Cracraft, in press a). Emphasis here will be on the terrestrial vertebrate faunas, but brief mention also will be given to fresh-water fishes and, in the discussion, to invertebrates because of their usefulness in helping us understand some of the factors influencing the formation of the vertebrate patterns. I have presented elsewhere a detailed discussion of avian biogeographic patterns (1973 a) and of some vertebrate patterns in the Old World tropics, that is, tropical Africa and Eurasia (1973 b), thus these subjects will not be considered in detail here.

Source : MNHN, Paris

## SOUTHERN HEMISPHERE PALEOGEOGRAPHY

The geological literature bearing on the reconstruction and breakup of Gondwanaland has been reviewed by several workers (Smith and Hallam, 1970; Keast, 1971; Elliot, 1972; Cracraft, 1973 a), and hence this discussion is restricted to the principal conclusions and most probable hypotheses of Mesozoic paleogeography.

A predrift reconstruction of Gondwanaland is depicted in Fig. 1. Constraints are placed on possible reconstructions by several continental fits which are reasonably well documented. First, the fit between South America and Africa is accepted by all workers and is supported by a wealth of geological data (Bullard, *et al.*, 1965; Hurley and Rand, 1969; Allard and Hurst, 1969; Smith and Hallam, 1970; Le Pichon and Hayes, 1971). Second, it is now evident that the Andean Cordillera-Antarctic Peninsula connection was essentially linear prior to breakup and formation of the Scotia Arc (Dalziel and Elliot, 1971; Elliot, 1972). This places important constraints on paleogeographic models which were not incorporated by previous workers (e.g., Smith and Hallam, 1970; Dietz and Holden, 1970; Veevers, *et al.*, 1971). Third, the fit between Australia and East Antarctica can be justified by considerable data (Sproll and Dietz, 1969; Smith and Hallam, 1970).

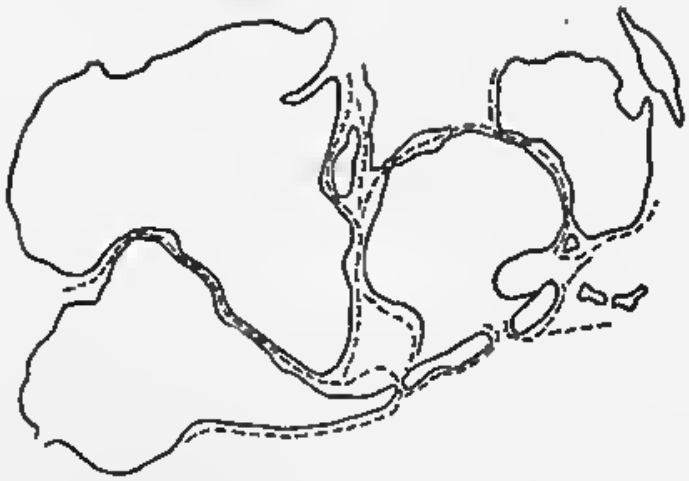


FIG. 1. — A reconstruction of Gondwanaland prior to breakup, about 155 m.y. ago. South America and Antarctica are fitted according to Dalziel and Elliot (1971). Australasia is fitted according to Griffiths (1971). Following other models (e.g., Smith and Hallam, 1970), Madagascar is fitted to Kenya, but it may have been attached to Mozambique (see text).

The positions of the remaining continents can now be considered relative to the above three "fixed" intercontinental ligations. The linear arrangement of the Andean Cordillera-Antarctic Peninsula calls for adjustments in the fit of Africa and Antarctica proposed by Dietz and Sproll (1970). If it is assumed that Africa and Antarctica were in contact prior to breakup, then the South America-Antarctica reconstruction of Dalziel and Elliot (1971) requires that Madagascar fit northward against Kenya rather than have a more southerly fit next to Mozambique. With Madagascar adjacent to Mozambique, the former continent would seem to lie between Africa and Antarctica and thus preclude their contact (see Cracraft, 1973 a, for details). The fit of Madagascar against Kenya is said to be supported by some geological evidence (Smith and Hallam, 1970; Heirtzler and Burroughs, 1971), but these data are questioned by some workers. Flores (1970) has presented considerable stratigraphic data arguing for a fit of Madagascar to Mozambique. The exact location of the Madagascar-Africa fit is not critical to the biogeographic problems discussed in this paper.

In this reconstruction of Gondwanaland I have chosen to place India with its eastern margin against Antarctica and with its western edge against Madagascar and Africa. This follows, in general,

Source : MNHN, Paris

previous workers (e.g., Smith and Hallam, 1970; Dietz and Holden, 1970) but for somewhat different reasons. The fit of India against Australia advocated by Veevers, *et al.* (1971) seems unlikely at the present time, because the probable geological events associated with the breakup of India from Antarctica and Madagascar cannot be easily reconciled with their model (see Craeraft, 1973 a, and below, for details).

The final continent to be fitted to Gondwanaland is New Zealand. Using more complete bathymetric and geophysical information, Griffiths (1971) has placed the Campbell Plateau and the Chatham Rise against West Antarctica and the Ross Sea (Fig. 2). Thus, the Lord Howe Rise and Norfolk Ridge are interposed between New Zealand and Australia. This model, along with the Antarctica-Australia fit noted above, fairly nicely explains the complex geology of the Australasian region and aligns the complex orogenic belts and geosynclines of this region (Griffiths, 1971, fig. 4), although many details are yet to be worked out.

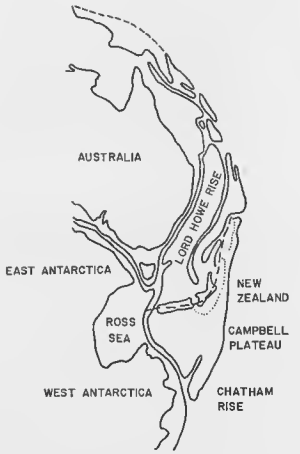



FIG. 2. — A reconstruction of Australasia prior to breakup, about 80 m.y. ago. After Griffiths (1971). See text.

The following description of the breakup and dispersal of Gondwanaland is based, when available, on several kinds of evidence. For determining the time of rifting and initial breakup between continents, I have used (1) dated volcanism, (2) marine sedimentation along continental margins, and (3) timing of changes in faunal similarities and dissimilarities. Movements of continents have been plotted using magnetic anomaly patterns on the ocean floor and paleomagnetism. However, where possible, I have used only seafloor spreading data as being more reliable and informative than paleomagnetic studies.

In the western part of Gondwanaland breakup between Africa and South America began in the south and moved northward. Dated core samples suggest that the South Atlantic began to open at about



Source : MNHN, Paris

or somewhat prior to the early Cretaceous, approximately 130 m.y. ago (Maxwell, *et al.*, 1970). This accords well with the 140 m.y. date extrapolated from sea floor spreading data (Le Pichon and Hayes, 1971). However, final separation of Africa and South America did not take place until sometime later. The first salt deposits indicating marine ingression in the Sergipe basin of Brazil and Gabon basin of Africa were formed in the late Aptian, about 110 m.y. ago (Allerd and Hurst, 1960). Final separation of the subaerial land masses probably did not take place until the lower Turonian on the basis of the geology of the Benue Trough (Wright, 1968) and invertebrate biostratigraphy (Reyment, 1969 ; Reyment and Tait, 1972). Thus, some land connection was still present about 90 m.y. ago. The above data are also consistent with the final separation of the continental crust of the South American and African plates about 80 m.y. ago as evidenced by a shift in their pole of rotation (Le Pichon and Hayes, 1971).

There is now fairly good evidence that the Andean Cordillera-Antarctic Peninsula interconnection did not begin to fragment to form the Scotia Arc until the very latest Cretaceous or early Tertiary, and the latter time is more probable (Barker, 1970 ; Hamilton, 1967 ; Dalziel and Elliot, 1971).

Africa and Antarctica probably separated sometime between the middle Jurassic and middle Cretaceous although the earlier time is likely to be more nearly correct (Le Pichon and Heirtzler, 1968 ; Smith and Hallam, 1970; McElhinny, 1970). Dingle and Klinger (1971) have noted that the oldest marine rocks at the southern tip of Africa are of late Jurassic age.

As Africa and Antarctica moved further apart, breakup soon had to involve India and Madagascar. The various models for the early evolution of the southwestern part of the Indian Ocean are very complex and cannot be reviewed here (Cracraft, 1973 a). The hypothesis accepted here is that India separated from Antarctica prior to breakup from Madagascar/Africa. The rifting and possible breakup of India and Antarctica is perhaps correlated with the extrusion of the Rajmahal Traps which are dated at about 100 m.y. (McDougall and McElhinny, 1970 ; McElhinny, 1970) and with a Cenomanian marine transgression along the Coromandel coast of southeastern India (Smith and Hallam, 1970).

The breakup of India/Antarctica in about the early late Cretaceous was probably followed by separation of Madagascar and Africa. No magnetic anomalies are present in the Mozambique Channel to suggest the time of drift between these two continents (Heirtzler and Burroughs, 1971), but Cretaceous volcanism and faunal evidence suggest a Late Cretaceous time of separation (Smith and Hallam, 1970 : 143 ; Keast, 1971). Flores (1970) envisions a Cretaceous separation of Madagascar from the Mozambique coast. In the Late Cretaceous, or perhaps slightly later in the very earliest Tertiary, India apparently separated from Madagascar and the Seychelles. The evidence for this is paleomagnetic (McElhinny, 1970), the Late Cretaceous-early Tertiary extrusion of the Deccan Traps in India (Davies, 1968), and seafloor spreading (Le Pichon and Heirtzler, 1968 ; Fisher, *et al.*, 1971), although it must be stressed that there are no magnetic anomalies between India and Madagascar definitely showing this to be true. McKenzie and Sclater (1971) have discussed the evolution of the Indian Ocean based on magnetic anomalies. Unfortunately they are unable to determine India's position prior to 75 m.y. ago.

The timing of breakup and drift of eastern Gondwanaland is based mainly on seafloor spreading data. New Zealand separated from West Antarctica by spreading away from the Pacific-Antarctic Ridge beginning in the Late Cretaceous, about 80 m.y. ago (Pitman, *et al.*, 1968 ; Griffiths and Varne, 1972). Considerable northward drift of New Zealand had taken place prior to breakup of Australia and Antarctica (Fig. 3). Australia began to move northward in the middle to late Eocene (43-45 m.y. ago) as shown by the presence of anomaly 18 along the Australian continental margin (Le Pichon and Heirtzler, 1968 ; Le Pichon, 1968). This also correlates well with extensive Eocene marine sedimentation along the southern coast of Australia (Jones, 1971). Recent magnetic anomaly data from the Tasman Sea indicate seafloor spreading between the Lord Howe Rise and Australia from about 80 to 60 m.y. ago (Hayes and Ringis, 1972 ; Hayes pers. comm.), and in general this new information is consistent with the model (Fig. 3) of Griffiths and Varne (1972) although the details are somewhat different.

The above discussion of Gondwanaland paleogeography is summarized in Fig. 4. I emphasize here that the figure only attempts to show the most probable times of continental separation as we

Source : MNHN, Paris

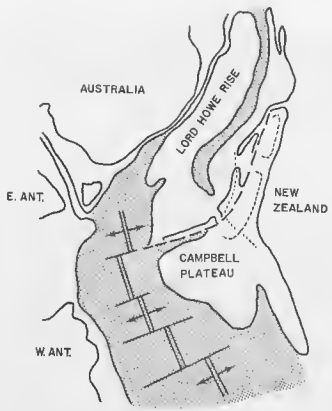



FIG. 3. — A reconstruction of the southwest Pacific at about 60 m.y. Stippled area represents ocean floor that has been formed between 60-80 m.y. ago. After Griffiths and Varne (1972).

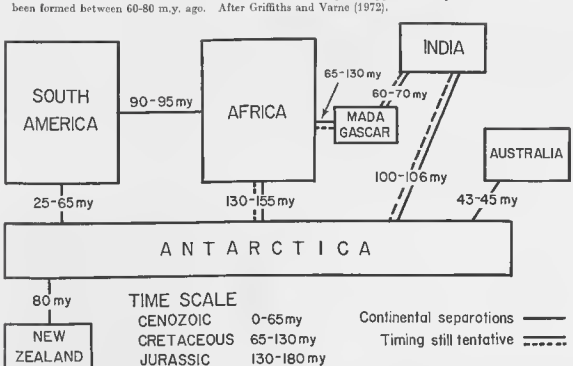



FIG. 4. — A summary schematic representation of the breakup of Gondwanaland to show approximate times of separation of the various continents. Those separations that are particularly uncertain are noted by the dashed line. See text and Smith and Hallam (1970) and Cracraft (1973a) for detailed data.

Source : MNHN, Paris

currently understand them. Some of the dates will undoubtedly have to be revised as new observations are made. The important point for biogeographers is that geological evidence currently indicates that many of the southern continents were still connected to one another in the Late Cretaceous. Since many families of Recent vertebrates had arisen by then, late Mesozoic paleogeography becomes an important factor in their evolution and dispersal.

## BIOGEOGRAPHIC THEORY

Most biogeographers subscribe to the general belief that an understanding of phylogenetic relationships is essential for meaningful biogeographic analysis. However, only a relatively small number of workers have attempted to formalize this relationship between phylogeny and biogeography into a set of working methods. Most of these have been followers of the school of systematics termed " phylogenetic systematics " or " cladistics " (Hennig, 1960, 1966 ; Brundin, 1966, 1972 ; Nelson, 1969a ; Cracraft, 1972 a, 1973 a).

A principle goal of biogeography should be the construction of hypotheses about the location of ancestral species. Such a procedure would necessarily follow a phyletic analysis and would then permit statements to be made about centers of origin and pathways of dispersal. The above systematic theory implies, of course, that phyletically primitive species will in general be located near the center of origin of the group in question, whereas more derivative or advanced taxa will tend to be distributed peripherally to the center of origin. Some biogeographers (e.g., Darlington, 1957, 1970) reject this reasoning and in so doing essentially reject the role of phylogeny in biogeography. Biogeographic theory is meaningful only when it is based on a cladistic approach to relationships. Intuitively, if primitive and derived taxa are not distributed in some manner reflecting phylogeny, it will be impossible to reconstruct the biogeographic history of that group. Hence, biogeography must rely on phylogeny. Darlington (1957) and some other workers have the belief that present-day diversity gradients are useful in recognizing centers of origin. This assumption looses much of its significance not only in theory but also when it is realized these gradients may only reflect events of the last few million years. On the contrary, the major features of most vertebrate distribution patterns were probably established and modified by paleogeographic and paleoclimatic factors very different from those of the Plio-Pleistocene.

The biogeographic theory discussed by the above-mentioned phylogeneticists will not be elaborated on here. Rather, I want to point out several specific approaches derived from their work that will be used to analyse the biogeographic patterns discussed below. First, attempts will be made to document sister-group relationships (Hennig, 1966), that is, the identification of each taxon's closest relative, for various taxa on the different southern continents. These sister-groups sometimes involve interfamilial relationships (e.g., several lizard families, ratite birds) or they may be for taxa within a single family (pipid and leptodactylid frogs).

A problem exists in that the inter- and intrafamilial affinities of many vertebrate and invertebrate families are still poorly known. Even if the intergeneric cladistic affinities of a family have not yet been determined, it is frequently possible for systematists to recognize the most primitive and most advanced genera. Such information can sometimes be extremely valuable in determining the most likely pathways of dispersal and in facilitating recognition of whether a group is primarily southern or northern. For example, within a family that is distributed over North, Central, and South America, it may be possible to outline the general cladistic relationships of some of the genera. If the most primitive taxa of a family are in South America and the most derivative in northern Central America and/or North America, it is likely that the family will have its sister-group in South America, Africa, or Australasia (see Cracraft, 1973 a, in press a ; and Brundin, 1966 ; for a fuller discussion). Such a pattern is common for many vertebrate families (see below). Likewise, if the evolutionary trends are reversed, the sister-group for the family will probably be North American or Eurasian. It can be concluded from this discussion that the results of systematists studying groups even from a limited geographic area can have profound significance for those workers examining the influences of continental drift (e.g., see the papers of Myers, 1966 ; Duellman, 1970).

Source : MNHN, Paris

The above theory is also powerful in that biogeographic hypotheses can themselves be tested by future phyletic analyses. The phylogenetic relationships of many vertebrate taxa are essentially unknown, and it may be possible to suggest one or more biogeographic hypotheses to explain their distribution. Subsequent phylogenetic analyses can then be used to reject certain of the biogeographic hypotheses. In this way, it should be possible to make biogeography much more accountable scientifically than has been done in the past by eliminating unnecessary intuition.

## FAUNAL AFFINITIES AMONG THE SOUTHERN CONTINENTS

This section discusses those faunal similarities among the vertebrates of the southern continents which seem to be the result of predrift land connections. Little attention is given to similarities considered to have formed after breakup when the continents were either in approximately their present positions or at least separated by significant water barriers. In the absence of an adequate knowledge of cladistic relationships, it obviously will be difficult to decide whether a particular distribution is sufficiently old to be considered in terms of continental drift. Fossils are of some help and in addition, like most workers, I have tended to assume that the higher the rank of the taxon in question, the older is that taxon (for comparisons within a class, this is probably valid). Fortunately, too, the fossil record of vertebrates is becoming better known on each continent, and more and more records are showing that Recent genera and families are more ancient than previously realized. This new paleontological information gives us an additional basis on which to estimate the possible minimal age of a particular group. In the long run, however, it will be a knowledge of the cladistic relationships that will allow us to reconstruct biogeographical history.

This paper is an attempt to look at general patterns of vertebrates on southern continents. Because of space limitations, it is not possible to discuss the systematic evidence for each group in the detail I would prefer. However, I have attempted to pay closer attention to those taxa which are particularly controversial. Additionally, I have noted the sources for my conclusions in several tables even though I may not discuss those sources extensively in the text. Many of these workers have not stated outright the conclusions I have seemingly cited them for, but nevertheless in many cases they provided useful data for my zoogeographic hypotheses (e.g., such as the location of primitive and advanced taxa).

TABLE 1. — Vertebrate taxa showing probable sister-group relationships between Africa and South America [1]

| Taxon in Africa | Taxon in South America | Source of systematic data [2] |
|---|---|---|
| *Fresh-water Fishes* | | |
| Lepidosirenidae *(Protopterus)* | Lepidosirenidae *(Lepidosiren)* | a |
| Osteoglossidae *(Heterotis)* | Osteoglossidae *(Arapaima)* | a, b |
| Characidae | Characidae | c |
| Siluriformes | Siluriformes | c, d |
| Nandidae | Nandidae | e, f |
| Cichlidae | Cichlidae | g |
| Cyprinodontidae | Cyprinodontidae | h |

1. Includes only Recent families.

2. Abbreviations : a, Patterson, in press ; b, G. J. Nelson, 1969b ; c, Regan, 1922 ; d, Gosline, 1944 ; e, Liem, 1970 ; f, K. Liem, pers. comm. ; g, Eigenmann, 1909 ; h, Myers, 1938 ; i, Estes and Wake, 1972 ; j, Lynch, 1971 ; k, Trueb, 1971 ; l, McDiarmid, 1971 ; m, C. Nelson and Cuellar, 1968 ; n, C. Nelson, 1972 ; o, Carvalho, 1954 ; p, Blair, 1972 ; q, Camp, 1923 ; r, Kluge, 1967 ; s, Gorman, 1970 ; t, Underwood, pers. comm. ; u, Cracraft, 1973a ; v, Cracraft, in press b.

Source : MNHN, Paris

| | | |
|---|---|---|
| *Amphibians* | | |
| Caeciliidae | Caeciliidae | i |
| Pipidae | Pipidae | — |
| Leptodactylidae | Leptodactylidae | j |
| Bufonidae | Bufonidae (Atelopodidae) | q, k, l, p |
| Microhylidae | Microhylidae | m, n, o |
| *Reptiles* | | |
| Agamidae | Iguanidae | q |
| Gekkoninae | Gekkoninae | r |
| Lacertidae | Teiidae | q, s |
| Pythoninae | Boinae | t |
| *Birds* | | |
| Struthioninae | Rheinae | u, v |
| Some other suboscines [1] | Eurylaimidae | u |
| *Mammals* | | |
| None [2] | — | — |

### South America-Africa

Of all the southern continents Africa and South America share more of the Mesozoic Gondwanaland Element than do any other two continents (Table 1). This is to be expected considering the long history of this intercontinental ligation and the general similarities in climate that presumably prevailed in the two regions prior to breakup.

That the South American fresh-water fish fauna is predominately Gondwana in origin is supported by considerable evidence (Eigenmann, 1909; Regan, 1922; Gosline, 1944, in press; Myers, 1967; Gery, 1969; Patterson, in press). Nearly all of the major groups of fishes in South America are shared with Africa (Darlington, 1957). Evolutionary patterns within tropical American taxa fully support this conclusion since the fish fauna of Central America is almost certainly derived from the south and not the north (Myers, 1966). As this latter author notes (1967 : 772) : " the derivation of the excessively rich South American freshwater fish fauna, especially the cyriniform characoids, from Asian immigrants which filtered through the North and Central American faunas without leaving a trace (Darlington, 1957), cannot be seriously entertained. " However, it is also no longer necessary to push back the origin of these South American groups to the Triassic or Jurassic (Myers, 1967), since an Early to Middle Cretaceous (even Late Cretaceous) age would be more than satisfactory (see above). Freshwater fishes from the lower Cretaceous of Brazil and equatorial Africa are quite similar (Patterson, in press), which suggests there may have been a continuous connection at that time. Those groups of fresh-water fishes that were part of a fauna common to South America and Africa include the lungfish Lepidosirenidae *(Protopterus, Lepidosiren)*, osteoglossomorphs (especially the Heterotinae), siluriform catfishes, Characidae, Nandidae, Cichlidae, and others (Table 1).

The amphibians also provide a number of examples, which strongly support a former land connection between South America and Africa (Cracraft, 1973 b). The primitive Caeciliidae are distributed within the tropics of the world, and there is no evidence suggesting northern dispersal. A recently described genus from the Paleocene of Brazil shows some similarities to the African genus

1. Specific group unknown ; interrelationships very poorly known.
2. Prototherian or metatherian link not yet known ; no evidence for any eutherian taxa using direct land connections (see text).

Source : MNHN, Paris

*Geotrypetes* (Estes and Wake, 1972). Until intergeneric relationships are known, little specific can be said about caecilians. The Pipidae are a primitive frog family confined to Africa and South America and thus were very probably a part of the Gondwanaland fauna. The leptodactylids have had an extensive radiation in the South American tropics, and their evolutionary patterns indicate a definite dispersal from South America into Central America (Lynch, 1971). Africa has an endemic leptodactylid subfamily, the Heleophryninae, and the family itself probably had its early evolution in Africa (Lynch, 1971). There are important similarities between the South American "atelopodine" bufonids in South America and the more "typical" bufonid genera in Africa (Trueb, 1971). Blair (1972) maintains that the genus *Bufo* originated in South America and spread northward; if true, this would support a Gondwana origin for the family. The Microhylidae are another probable Gondwanaland family, but unfortunately much remains to be learned about their phyletic relationships. Within the New World, primitive microhylids are in South America and the North American forms are probably derived from them (Carvalho, 1954). The Central American microhylids were apparently derived from South America (Savage, 1966). Nelson and Cuellar (1968) and C. Nelson (1972) have argued that the North American genera do not seem closely related to the Asiatic generic complex that includes *Microhyla* (unfortunately, because of a typographical error, the opposite conclusion was implied in Cracraft, 1973 b).

South America and Africa are the only southern continents for which there is fairly good evidence of a Gondwanaland history for contemporary reptile families. The Iguanidae and Agamidae are two closely related families with complementary distributions (Camp, 1923), the iguanids in the New World and the agamids in the Old. That iguanids once had an African distribution seems certain because of undoubted forms on Madagascar. Presumably, primitive iguanids were never very abundant in Africa and were replaced by their close relatives, the agamids and chamaeleontids. The presence of iguanids in the Late Cretaceous of South America attests to their age (Estes, 1970), and dispersal patterns within the New World have been from the south northward (Savage, 1966). Another complementary distribution pattern is found in the closely related Teiidae of tropical America and the Lacertidae of the Old World (see Gorman, 1970, for references). Primitive teiids are in South America, and they apparently dispersed to North America by the Late Cretaceous (Estes, 1970; Savage, 1966). Kluge (1967) has argued that Africa and South America share closely related genera of the Gekkoninae and that South American forms do not appear to be derived from the north; he accounted for these similarities by rafting. Geckos are known from the Paleocene of Brazil (Estes, 1970), and these fossils are consistent with a long history in South America. The pythons and boas also probably had a common ancestor in a South American-African supercontinent. Little evidence seems to support derivation of boas from the north, but there undoubtedly has been dispersal of the family through the north (subfamily Ericinae). The two genera of boas on Madagascar, *Acrantophis* and *Sanzinia*, are apparently related to two separate New World genera *Eunectes* and *Corallus*, respectively (G. Underwood, pers. Comm.).

Among birds, the best example of a Gondwanaland Element is the ratites. The African ostrich *(Struthio)* and the South American rheas *(Rhea, Pterocnemia)* are each's sister-group, and their common ancestor must have inhabited a single continent (Cracraft, 1973 a, in press b). Other groups which were probably found in a Mesozoic supercontinent include cuckoos (Cuculidae), parrots (Psittacidae), pigeons (Columbidae), and suboscines (Cracraft, 1973 a); however, interfamilial relationships are still poorly known.

No Recent mammals can be inferred to have existed in a common South American-African continent. We can assume that prototherians were undoubtedly present, and it would not be unexpected if fossil marsupials are eventually found in Africa (Fooden, 1972). I agree with Hoffstetter (1972) that the platyrrhine monkeys and caviomorph rodents of South America are probably related to the catarrhine monkeys and histricomorph rodents of Africa, and that they most likely dispersed by rafting across the South Atlantic.

Source : MNHN, Paris

### South America-Australia

The available data suggest very strongly that a continuous land connection between Australia and South America was important for interchange of terrrstrial vertebrate faunas. Certainly the amount of interchange was not anything like that between Africe and South Amcrica ; nevertheless, it was considerably more than has been realized by many recent workers (Table 2).

Table 2. — Vertebrete taxa with probable sister-group relationships between South America and Australia [1]

| Taxon in South America | Taxon in Australia | Sourre of systematir data [2] |
|---|---|---|
| *Fresh-water Fishes* | | |
| Ceratodontidae | Ceratodontidae [3] | a |
| Osteoglossidae *(Osteoglossum)* | Osteoglossidae *(Scleropages)* | c, b |
| *Amphibians* | | |
| Hylidae | Hylidae | c, d |
| Leptodactylidae | Leptodactylidae | e |
| *Reptiles* | | |
| Meiolanidae | Mriolanidae | f |
| Chelyidae | Chelyidae | f |
| *Birds* | | |
| Struthionidae *(Rhea + Struthio)* | Casuariidae *(Casuarius + Dromiceius)* | g, h |
| All other ratites [4] | Dromornithidae | g, h |
| All other galliforms (suborder Gelli) | Megapodiidae | g, i |
| Possibly some other suboscines [5] | Menuridae, Atrichornithidae | g |
| Forpine parrots | Plsiycercine parrots | g, j |
| *Mammals* | | |
| Prolothrria [6] | Prototheria | k |
| Metatheria | Metetheria | k,l |

1. Includes only Rereol families.

2. Abbreviations : a, Patterson, in press ; b, Nelson, 1969b ; c, Duellman, 1970 ; d, Tyler, 1971 ; e, Lynch, 1971 ; f, Darlington, 1957 ; g, Cracraft, 1973a ; h, Crarraft, in press c ; i, Crarraft and Short, ms ; j, Brareton, 1963 ; k, Fooden, 1972 ; l, Tedford, in press.

3. Ancient group ; very likely had marine ancesters (Patterson, in press).

4. Exrepl for Diuornithidae and Aplerygidae (see Cracraft, in press b).

5. Specific group unknown ; relalionships very poorly knewn ; Menuras may be relsted lo oerine passerines.

6. Anrienl group ; unknewn in South Amerira ; probably entered Australia from South Amerira via East Antarctica.

Within fishes, dipnoans and osteoglossomorphs are known in both South America and Australia. Ceratodontid lungfishes were widespread at one time and and are obviously relict in Australia. Patterson (in press) has argued that the most parsimonious hypothesis regarding ceratodontid evolution is that they were primitively a marine group. Thus, it may not be necessary to accept dispersal through fresh-water given present evidence. Nelson's (1969b) discussion of osteoglossomorph biogeography suggests the possibility of a close relationship between *Osteoglossum* of South America and *Scleropages*

Source . MNHN, Paris

of Australia and Southeast Asia. Nelson emphasizes the tentative nature of our phyletic knowledge, but I believe the evidence weighs in favor of a Southern Hemisphere interchange between the common ancestor of these two genera. The phyletic relationships as presently known and the distribution of these genera in fresh-water suggest that dispersal was through fresh-water. However, osteoglossomorphs were likely to have been primitively marine (Patterson, in press), and the presence of *Scleropages* in Southeast Asia indicates the possibility of some marine dispersal.

Lynch (1971 : 206) has suggested that the cycloranine leptodactylids of Australia and New Guinea may be the sister-group of the tropical American leptodactylids. I have maintained elsewhere (Cracraft, 1973 b) that if this is true, then transantarctic dispersal from South America is indicated. The same might be suggested for hylid frogs, although the relationships of the two genera in the Australo-Papuan region, *Litoria* and *Nyctimystes*, are as yet still in doubt (Tyler, 1971); some of these Australasian "hylids" may prove to be more closely related to the leptodactylids (Laurent, in press). Nevertheless, because hylids appear to have dispersed northward from a center of radiation in tropical America (Duellman, 1970), it would suggest the very real possibility of a South American origin for the family.

At the present time there is very little evidence supporting interchange in the reptile fauna between South America and Australia. Continuous land connections must have played a role in distributing turtles and crocodiles, but phyletic relationships are too poorly known to say exactly what this role was. The gekkonid subfamily Diplodactylinae is restricted to Australasia, and Kluge (1967 : 47) believes they originated from "the primitive gekkonid stock in the tropics of southeast Asia some time during the late Mesozoic." If Kluge is correct with the timing of this origin, then the ancestor would have had to disperse a considerable distance southward over water. Future studies on intergeneric relationships may suggest a southern origin for this subfamily.

The ratite birds provide one of the best examples of South America-Australia interchange (Cracraft, 1973 a, in press b). The Australo-Papuan family Casuariidae (cassowaries, emus) is the sister-group of the Struthionidae (South American rheas + African ostriches). Because of the Jurassic separation of Africa and Antarctica, it is most probable the ancestors of cassowaries and emus dispersed along a South American-East Antarctica-Australian route. Another family of extinct ratites, the Dromornithidae, are found only in Australia. Dromornithids are primitive ratites and apparently represent a separate invasion from the casuariids. The primitive galliform family Megapodiidae is restricted to Australia and the islands to the north. An analysis of their relationships to the other galliforms strongly indicates a Southern Hemisphere dispersal (Cracraft, 1973 a; Cracraft and Short, MS). The possibility exists that the forpine parrots of South America are closely related to the platycercines of Australia (Brereton, 1963) and, if this relationship can be verified, transantarctic dispersal would be suggested (Cracraft, 1973 a). The suboscines are also possibly a Southern Hemisphere group, and future studies may link the Australian Menuridae and Atrichornithidae with certain South American groups, but this is very tentative at this time. The menurids and atrichornithids may prove to be oscine passerines and not suboscines (Ames, 1971).

Within mammals, the prototherians and metatherians almost certainly entered Australia from the south (Fooden, 1972). Prototherians may have come either from South America or from Africa. Marsupials, on the other hand, in all probability came from South America, although the evidence is circumstantial (see Tedford, 1971, in press; Jardine and McKenzie, 1972).

In summary, there are several groups of vertebrates (leptodactylids, ratites, megapodes, marsupials) for which evidence of interchange between South America and Australia is strong. Other examples will almost certainly emerge as additional fossil material is recovered from both continents and as systematic data improve.

### South America - New Zealand

Compared to that of Australia, the vertebrate fauna of New Zealand is rather limited in taxonomic and ecological diversity. There are no primary fresh-water fishes, only one group of frogs, a few

Source : MNHN, Paris

of reptiles, only a moderate number of avian endemics, and the sole native mammals are bats. No serious biogeographer can question the assumption that most of the vertebrate fauna of New Zealand arrived overwater. Nevertheless, some elements probably arrived from South America via West Antarctica.

The only amphibians on New Zealand are the endemic Leiopelmatidae. The species of *Leiopelma* are frequently included in the same family as those of *Ascaphus*, which are restricted to northwestern North America. At the present time, there is little evidence based on shared derived characters to support this convincingly, and an increasing number of herpatologists are beginning to question their relationship. Leiopelmatids are very primitive frogs and have no obvious affinities to other groups. The presence of other primitive frogs in South America (pipids) suggest the likelihood that leiopelmatids represent an early invasion to New Zealand from similarly primitive ancestors. All frogs in Australia are reasonably advanced, and none seem to be candidates for a possible sister-group of the leiopelmatids.

TABLE 3. — Vertebrate taxa showing probable sister-group relationships between South America and New Zealand [1]

| Taxon in South America | Taxon in New Zealand | Source of systematic data [2] |
|---|---|---|
| *Fresh-water Fishes* | | |
| None | | — |
| *Amphibians* | | |
| Primitive frogs [3] | Leiopelmatidae | — |
| *Reptiles* | | |
| Sphenodontidae [4] | Sphenodontidae | — |
| *Birds* | | |
| All other ratites (infraorder Struthiones) | Dinornithidae-Apterygidae (infraorder Apteryges) | a, b |
| Pheniscidae | Pheniscidae | a, c |
| Some other suboscines [5] | Acanthisittidae | a |
| *Mammals* | | |
| None | — | — |

1. Includes only Recent taxa (except for penguins; see text).
2. Abbreviations: a, Cracraft 1973a; b, Cracraft, in press b; c, Simpson, 1971.
3. Specific group unknown; leiopelmids most likely entered New Zealand from South America via West Antarctica.
4. Ancient group; unknown in South America but widespread elsewhere in Mesozoic; most likely entered New Zealand from South America via West Antarctica (see text).
5. Specific group unknown; interrelationships very poorly known.

The two endemic genera of geckos, *Hoplodactylus* and *Naultinus*, are members of the Australasian subfamily Diplodactylinae and probably arrived overwater from the Australian region. The Tuatara *(Sphenodon)* is clearly a relict of a very ancient group that was once broadly distributed over much of the world. It is probable they arrived in New Zealand from South America via West Antarctica, but this will only be demonstrated by identifying the South American sister-group. All other reptiles, scincids, marine turtles, and snakes, very probably arrived overwater and no evidence exists for terrestrial dispersal.

Source : MNHN, Paris

The best documented example of a Gondwanaland Element in New Zealand's fauna is the ratite birds (Craeraft, 1973 a, in press b). The moas (Dinornithidae) and kiwis (Apterygidae) form a monophyletic assemblage (infraorder Apteryges) of species whose sister-group is the other ratites (infraorder Struthiones). Since they are not the sister-group of the emus and cassowaries of Australia, they undoubtedly represent a separate invasion across West Antarctica from South America. No other vertebrate taxa can be specifically linked phyletically with a group in South America, although there are some distinct possibilities. Late Eocene-early Oligocene penguins of New Zealand show a remarkable similarity to a fauna of approximately the same age on Seymour Island (Simpson, 1971), and this is most economically explained by the close proximity of the lands through West Antarctica (Craeraft, 1973 a). The suboscine passerine family, Acanthisittidae, of New Zealand may have a close relationship to some suboscine group in South America, but this is not yet proven (Craeraft, 1973 a). There is little doubt that most New Zealand birds arrived via overwater dispersal.

## Australia-New Zealand

To my knowledge, Australia and New Zealand do not share any vertebrate taxa whose sister-group relationships are sufficiently old to have been in existence prior to the breakup of Gondwanaland. *Leiopelma*, as noted above, does not appear closely related to any known frog in Australia. Rhynchocephalians are as yet unknown from Australia, although it is difficult not to believe they once were living there. New Zealand geckos probably arrived overwater from Australia. Australia was clearly a prime source for New Zealand's birds. Australia's ratites are phyletically close to rheas/ostriches, not moas/kiwis. Perhaps Australia's suboscines (Menuridae, Atrichornithidae) shared a common ancestor with the New Zealand Acanthisittidae, but no evidence exists for this at present; if they are related, dispersal was probably overwater. No land mammals are shared, although prototherians, and to a lesser extent marsupials, might be expected in New Zealand if the proper deposits were available.

To summarize, except for those groups classified as overwater Cenozoic derivations, New Zealand shows no confirmed relationships in the vertebrate fauna to Australia.

## Africa-Australasia

Africa shares a number of families (or superfamilial taxa) with Australasia, and nearly all of these similarities are with Australia (Darlington, 1957). Distributional and evolutionary patterns are also clear in showing that most of these similarities are the result of a common fauna extending through tropical Asia and the Indo-Australian Archipelago. Whereas it seems fairly certain that Australia and Africa share elements of a Gondwanaland fauna, almost no support can be given for the hypothesis that this element in Australia arrived directly from Africa via Antarctica rather than from South America.

Among fresh-water fishes, Africa and Australia share lungfish (Dipnoi) and osteoglossomorphs. The Australian lungfishes (Ceratodontidae) are relicts of a marine group that was nearly worldwide in the Mesozoic. Osteoglossomorphs also are, or were, broadly distributed (Nelson, 1969 b). It is probable that both groups entered Australia from the south (dipnoans possibly from the sea), but there is nothing to suggest a close relationship to African representatives. The available information tends to favor relationships between the osteoglossomorphs of Australia and South America.

Most frogs of Australia probably entered from the north, including the microhylids (but see above) and ranids. The Hylidae are not shared with Africa. The helophrynine leptodactylids of Africa are among the most primitive members of the family as are the myobatrachines of Australia. However, it is almost certain that the latter group entered Australia from the north (Lynch, 1971; Craeraft, 1973 b).

Nearly all of the shared reptile families of Australia and Africa are widely distributed in the

Source : MNHN, Paris

Old World, and most undoubtedly entered Australia from the north. Of the probable Gondwanaland Element among reptiles (agamids, geckos, boids), these too undoubtedly dispersed through the Indo-Australian islands.

Dispersal through Southeast Asia also explains similarities of the avifaunas. Although ratites and megapodes are southern groups, they do not share sister-groups between Australia and Africa, and movement was from South America. The majority of Australasian birds, including all the passerines, clearly dispersed southward from Southeast Asia (Mayr, 1944 ; Cracraft, 1972 b, 1973 a).

No land mammals other than muroid rodents are shared between Australia and Africa (Keast, 1969). Muroids entered Australia from the north.

In summary, no sister-group relationships have been demonstrated that would suggest Africa and Australia at one time exchanged vertebrates directly via Antarctica. Only chelonians, rhynchocephalians, crocodylians, and other primitive reptiles and amphibians are probably sufficiently old to show this pattern, but relationships are poorly known among these groups.

## DISCUSSION

### Antarctica as a Faunal Dispersal Route : Paleogeographic Considerations

The paleogeographic and biological data discussed above offer a basis for reconsideration of the role of Antarctica in Southern Hemisphere vertebrate dispersal. Most workers now accept the fact that temperate forests were present intermittently on Antarctica until the end of the Miocene (evidence reviewed in Cracraft, 1973 a), hence a climate conducive to a varied vertebrate fauna is no longer an issue. Nevertheless, many biologists question whether Antarctica played a significant role in the dispersal of Recent vertebrates (Simpson, 1940 ; Darlington, 1965 : 156-158 ; Keast, 1971 : 356). There seem to be a number of reasons for this conclusion. First, many workers did not accept the geological evidence supporting land connections (especially by elaborate land bridges) of Australia, New Zealand, and South America to Antarctica in the Cretaceous and early Tertiary. There are ample data now to lay this objection to rest. Second, incorrect or inadequate information regarding phylogenetic relationships led some biologists to reject valid faunal similarities between the southern continents. And third, several biogeographers have found it difficult to accept the presence of a number of land vertebrates on Australia but relatively few on New Zealand. This view was held as early as the first part of this century when Hedley (1912 : 87) stated : " Clearly the Antarctica that supplied Australia with an abundant fauna of marsupials, monotremes, snakes, frogs, and so on, was not in touch with New Zealand, where these animals are conspicuously absent ". Darlington (1965 : 106) believes it is " difficult to credit a land bridge that would be crossed by birds [moas] on foot but not by other contemporaneous land vertebrates. " And Keast (1971 : 360) notes that for " New Zealand to have acquired ratites but not the equally old, or older, mammals is anomalous. " Thus, one of the major unresolved problems of Southern Hemisphere biogeography is why New Zealand did not share some of the faunal elements that were presumably dispersing to Australia. Keast (1971 : 360) offers possible reasons such as differences in the times of breakup of New Zealand and Australia and secondary extinction. These explanations are distinct possibilities and probably of some importance, but the major reason may lie with the markedly different paleogeographic histories of East and West Antarctic (see Hamilton, 1967 ; Craddock, 1970 ; Elliot, 1972). East Antarctica is formed by a large Precambrian shield that has remained relatively intact throughout the Mesozoic and Cenozoic. By contrast, West Antarctica is composed of younger (Paleozoic) rocks that have been greatly deformed and intruded by igneous rocks during the Mesozoic and Cenozoic. If one examines a map of subglacial Antarctica (Fig. 5), it is clear that most of East Antarctica would be above sealevel after removal of

Source : MNHN, Paris

the ice and isostatic rise of the land (Hamilton, 1967). West Antarctica, on the other hand, would be a series of mountainous islands separated by deep trenches. It can be reasonably inferred that this topographical picture prevailed immediately prior to glaciation, but it is not at all certain what West Antarctica was like in the late Mesozoic and early Tertiary. Plate tectonic theory would seem to imply that when the New Zealand and West Antarctica (Marie Byrd Land) continental blocks were joined, subaerial land was much more widespread. It is only after rifting that one would expect subsidence of the continental margins.

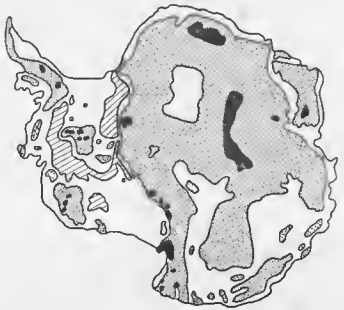


FIG. 5. — Approximate topography of Antarctica with pack ice removed and after isostatic rise of the land. Note particularly the interruption of land in West Antarctica (left) compared to continuous land in East Antarctica (right). A number of regions are still insufficiently known. Dark areas, above 2000 meters; dotted areas, 0 to 2000 meters; clear areas, 0 to -1000 meters; lined areas, below -1000 meters.

A continuous broad continental shield between East Antarctica and Australia does much to explain the fairly substantial vertebrate fauna that reached the latter continent. It is now generally accepted that considerable movement was taking place among the land masses of West Antarctica in the late Mesozoic and early Cenozoic (see Hamilton, 1967; Schopf, 1969; Elliot, 1972). A continuous land connection between the Antarctic Peninsula (which was part of South America), the remaining land of West Antarctica, and New Zealand must be considered problematical and intermittent at best. I believe, therefore, that the paucity of terrestrial vertebrates and fishes in New Zealand can be explained by the relatively short periods of time that continuous land was available for dispersal. The presence of ratites, leiopelmatid frogs, and *Sphenodon*, while not constituting proof, suggest that land connections were at least occasionally available, and if one assumes that such routes were infrequent (as the geological evidence indicates), then it would readily account for the absence of a more diverse fauna. Very probably, the fact that New Zealand separated from West Antarctica in the Late Cretaceous also did much to keep many of the younger vertebrate taxa from reaching the islands.

The differences in the ratites, frogs, and some insects between New Zealand and Australia can be explained by evolution in isolation after continental breakup but perhaps also by the dispersal barrier formed by the Transantarctic Mountains separating East and West Antarctica. Thus, as shown in Fig. 6, vertebrates entering Antarctica from South America either went across West Antarctica to New Zealand or across East Antarctica to Australia. There is no evidence to suggest that animals were able to disperse overland between Australia and New Zealand, hence it is probable that even

Source : MNHN, Paris

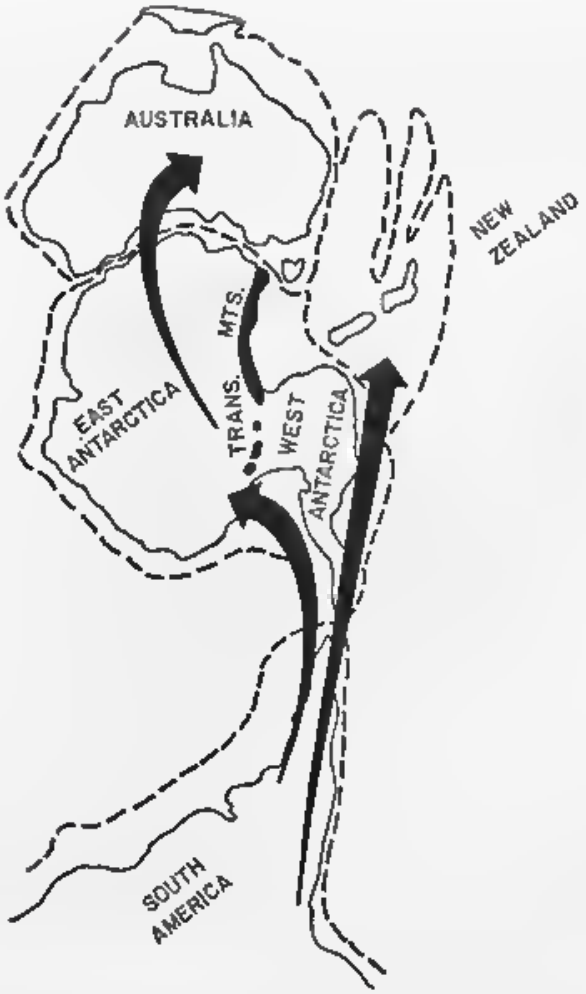



FIG. 6. — Probable dispersal routes (arrows) around the southern end of the world in the late Cretaceous prior to 80 m.y. Present continental outlines are joined at approximate boundaries of continental crust. The Andean Cordillera-Antarctic Peninsula contact is straightened according to Dalziel and Elliot (1971) and New Zealand is fitted according to Griffiths (1971). The Transantarctic Mountains, which were possibly a barrier between East and West Antarctica, are shown in black. See text and figure 5.

prior to drift some water barriers very probably were present. Future discoveries of fossil vertebrates on New Zealand may either confirm or deny this assumption, as also might dating of the ocean floor in the southwest Pacific. At least the vertebrates do not suggest this interchange.

The width of the land connection between South America and East Antarctica is unknown, but it might be assumed that a fairly narrow corridor would have functioned as a filter to various faunal elements. Presumably, a narrow land connection coupled with the more rigorous ecological conditions of high latitudes explain the reduction in faunal interchange that is apparent between Australia and South America as compared to Africa and South America. By the Late Cretaceous or early Tertiary the Antarctic Peninsula-Andean Cordillera was being fragmented and pushed eastward, and it can be expected that vertebrate dispersal became more "sweepstakes" in character.

Source : MNHN, Paris

## Vertebrate Dispersal Patterns and Comparisons with Invertebrates

The patterns of vertebrates dispersal in the Southern Hemisphere are beginning to emerge and seem consistent with our knowledge of continental history. The broad connection between South America and Africa, in the presence of tropical conditions, allowed a similar and diverse fauna to evolve in both areas prior to breakup. Connections of Australia and New Zealand to Antarctica enabled them to receive immigrants from South America. However, various kinds of barriers appear to have greatly reduced or eliminated interchange between Australia and New Zealand. The early separation of Africa from Antarctica precluded interchange between the faunas of Africa and Australia except by way of South America or Southeast Asia. If these are indeed the major vertebrate dispersal patterns of the late Mesozoic and early Cenozoic, how do they compare with those of the invertebrates?

Brundin (1965, 1966, 1970) has presented the most elegant analysis of Southern Hemisphere biogeography for any group of invertebrates. Studying chironomid midges, he was able to demonstrate numerous examples of phylogenetic relationships between midges in South America and those in New Zealand and Australia but not between the latter two continents. Because Brundin was concerned only with the midge fauna of southern Africa, it was not possible to show extensive relationships between Africa and South America. The biogeographic patterns of the chironomid midges are consistent with those of the vertebrates.

Keast (1973) has reviewed the extensive literature on invertebrate distribution in the Southern Hemisphere. In those cases in which systematics are fairly reliable, the following patterns seem evident:

*a.* The close relationships between the faunas of Australia and South America is obvious. A number of families in the following orders of insects are shared between these two areas: Plecoptera, Megaloptera, Hemiptera, Odonata, Orthoptera, Coleoptera, Trichoptera, and Hymenoptera. In addition, many families of insects share genera between Australia and South America.

*b.* The temperate invertebrate faunas of South Africa are fairly distinct from the same faunas on the other southern continents. At the present time a major gap in our knowledge is the lack of comparative analysis of the tropical portions of Africa and South America. It can be expected that this will yield a large number of groups in common between these two areas.

*c.* The invertebrate faunas of Australia and New Zealand "are relatively distinct and this could be consistent with the earlier isolation of the latter as indicated by the geological data" (Keast, 1973).

These invertebrate patterns, then, seem to parallel those of the vertebrates.

## The Breakup of Gondwanaland and the Relative Ages of Southern Faunas

The sequence of breakup and dispersal of the Gondwana landmasses discussed earlier has been of some importance in determining the relative ages of the faunal elements shared between any two continents. The Jurassic separation of Africa and Antarctica assured that only the early Mesozoic faunal elements of Africa would be shared with Antarctica and Australia (thus little or no direct dispersal of late Mesozoic faunas of Africa has taken place via Antarctica). The most likely groups showing Africa-Antarctica-Australia similarities might be early Mesozoic amphibians and reptiles (see Colbert, 1971), lungfish, and the still extant rhynchocephalians. Almost no young groups are involved unless via Southeast Asia.

The middle Cretaceous separation of Africa and South America resulted in only the more ancient families being shared and in the sharing of sister-group families that were each differentiated in isolation on the two continents. Most of the shared families are fishes and amphibians, whereas reptiles and birds mainly share sister-group families. Seemingly, this reflects the older age of the former two groups.

Source: MNHN, Paris

The age of the Gondwana vertebrate fauna of New Zealand also reflects the Mesozoic date of separation. Rhynchocephalians, leiopelmids, and moas-kiwis are all very primitive within their respective groups.

Finally, the relatively later separation of Australia resulted in a somewhat younger fauna. Most of the frogs are in the same families as those of South America, the lizards (possibly geckos) are too, as are some (but not all) of the birds.

Parallel age differences in the invertebrate faunas as they relate to the separation sequences of the continents are discussed by Keast (1973).

## The Breakup of Gondwanaland and the Evolution of Taxonomic Diversity

It has been suggested by Kurten (1969) that the breakup of Gondwanaland enabled the evolution of similar ecological types in different taxonomic groups on each of the isolated continents. This, he maintains, partially accounts for the increase in taxonomic diversity between the Mesozoic reptiles and Cenozoic mammals. I do not believe there can be any question that the fragmentation of Gondwanaland increased the diversity among the higher categories of Recent vertebrates. The opening of the South Atlantic apparently increased suprageneric diversity in fishes (especially siluriforms), frogs (leptodactylids, bufonids), snakes (boas, pythons), lizards (teiids, lacertids), and birds (rhea, ostrich). The isolation of Australia of and New Zealand also resulted in the differentiation unique groups vertebrates on those continents. As more detailed studies of individual families inhabiting the southern continents are completed, many additional examples will undoubtedly be found.

## ADDENDUM

In view of the fact that this paper has been *in press* since late 1972, I want to call attention to a number of recent papers that pertain to some issues I have discussed above.

*South America-Antarctica.* As noted earlier, the Andean Cordillera-Antarctic Peninsula was disrupted in the Cenozoic . However, this linear cordillera was uplifted in the early late Cretaceous and oroclinal bending took place earlier (Dalziel, I. W. D., et al., 1973. Pp. 87-101 in *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences*, ed. by D. H. Tarling and S. K. Runcorn. London : Academic Press). Thus, it is difficult to say much about the precise nature of the connections between South America and East and West Antarctica in the Cretaceous. The corridor may have been continuous at times (especially to East Antarctica), archipelagic at others. Before spreading began in the Scotia Sea area, parts of the region that are now continental shelf may have been subaerial.

*Australia.* The discovery of an older magnetic anomaly now dates the time of onset of drift between Australia and East Antarctica at about 55 m.y. ago (Weissel, J. F. and D. E. Hayes. 1972. *Antarctic Res. Ser.* 19 : 165-96). This new estimate of the time of drift does not affect any of the biogeographic conclusions of this paper.

*Biogeography.* Two books have appeared that contain papers about vertebrates of the Southern Hemisphere. The first, *Evolution, Mammals, and Southern Continents* (Albany : State University of New York Press, 1972), includes discussions about the origin and evolution of the mammalian faunas of South America, Africa, and Australia. The second, *Evolutionary Biology of the Anurans* (Columbia : University of Missouri Press, 1973), presents up-to-date opinions on relationships of frogs and their biogeography. Clearly, there is still great controversy about the phylogeny of frogs, and thus their biogeography must remain tentative.

Source : MNHN, Paris

## LITERATURE CITED


Allard, G. O. and V. J. Hurst., 1969. — Brazil-Gabon geologic link supports continental drift. Science 163 : 528-532.

Ames, P. L., 1971. — The morphology of the syrinx in passerine birds. Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ. Bull. 37 : 1-194.

Axelrod, D. I., 1972. — Ocean-floor spreading in relation to ecosystematic problems. Pp. 15-68 *in* A symposium on ecosystematics (R. T. Allen and F. C. James, eds.). Occ. Pap. Univ. Arkansas Mus. No. 4.

—— and P. H. Raven., 1972. — Evolutionary biogeography viewed from plate tectonic theory. Pp. 218-236 *in* Challenging biological problems : directions toward their solution (J. A. Behnke, ed.). Oxford : Oxford Univ. Press.

Barker, P. F., 1970. — Plate tectonics of the Scotia Sea region. Nature 228 : 1293-1296.

Blair, W. F., 1972. — Summary, Chapter 17 *In* Evolution in the genus *Bufo* (W. F. Blair, ed.). Austin : Univ. Texas Press.

Brereton, J. L., 1963. — Evolution within the Psittaciformes. Proc. 13 th Intern. Ornith. Congr : 499-517.

Brundin, L., 1965. — On the real nature of transantarctic relationships. Evolution 19 : 496-505.

—— 1966. — Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. Kungl. Svenska Veten. Handl. 11 : 1-472.

—— 1970. — Antarctic land faunas and their history. Pp. 41-53 *in* Antarctic ecology, vol. 1 (M. W. Holdgate, ed). New York : Academic Press.

— 1972. — Phylogenetics and biogeography. Syst. Zool. 21 : 69-79.

Bullard, E., J. E. Everett, and A. G. Smith., 1965. — The fit of the continents around the Atlantic. Phi . Trans· Roy. Soc. Lond. 258 A : 41-51.

Camp, C. L., 1923. — Classification of the lizards. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 48 : 289-435.

Carvalho, A. L. de., 1954. — A preliminary synopsis of the genera of American microhylid frogs. Univ. Michigan Occ. Pap. Mus. Zool. no. 555 : 1-19.

Colbert, E. H., 1971. — Tetrapods and continents. Quart. Rev. Biol. 46 : 250-269.

Cracraft, J., 1972a. — The relationships of the higher taxa of birds : problems in phylogenetic reasoning. Condor 74 : 379-392.

—— 1972b. — Continental drift and Australian avian biogeography. Emu 72 : 171-174.

——, 1973 a. — Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds. J. Zool. 169: 455-545.

—— 1973 b. — Vertebrate evolution and biogeography in the Old World tropics : implications of continenta drift and palaeoclimatology. Pp. 373-393. *In* Implications of Continental Drift to the Earth Sciences (D. H. Tarling and S. K. Runcorn, ed.) London : Academic Press.

—— in press — a. Continental drift and vertebrate distribution. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5.

—— in press — b. Phylogeny of ratite birds. Ibis.

Craddock, C., 1970. — Antarctic geology and Gondwanaland. Antarctic J. 5 : 53-57.

Dalziel, I. W. D. and D. H. Elliot., 1971. — Evolution of the Scotia Arc. Nature 233 : 246-252.

Darlington, P. J., Jr. 1957. — Zoogeography : the geographical distribution of animals. New York : John Wiley & Sons.

—— 1964. — Drifting continents and late Paleozoic geography. Proc. Nat. Acad. Sci. 52 : 1084-1091.

—— 1965. — Biogeography of the southern end of the world. Cambridge : Harvard Univ. Press.

—— 1970. — A practical criticism of Hennig-Brundin " phylogenetic systematics " and Antarctic biogeography. Syst. Zool. 19 : 1-18.

Davies, D., 1968. — When did the Seychelles leave India ? Nature 220 : 1225-1226.

Dewey, J., 1972. — Plate tectonics. Sci. Amer. 226(5) : 56-66, 68.

Dickinson, W. R., 1971. — Plate tectonics in geologic history. Science 174 : 107-113.


4 564 013 6



Source : MNHN, Paris

Dietz, R. S. and J. C. Holden., 1970. — Reconstruction of Pangaea : breakup and dispersion of continents, Permian to present. J. Geophys. Res. 75 : 4939-4956.

—— and W. P. Sproll., 1970. — Fit between Africa and Antarctica : a continental drift reconstruction. Science 167 : 1612-1614.

Dingle, R. V. and H. C. Klinger., 1971. — Significance of upper Jurassic sediments in the Knysna Outlier (Cape Province) for timing of the breakup of Gondwanaland. Nature 232 : 37-38.

Duellman, W. E., 1970. — The hylid frogs of Middle America, vol. 1. Monogr. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas.

Eigenmann, C., 1909. — The fresh water fishes of Patagonia and an examination of the archiplata and archhelenis theory. Pp. 225-777 *in* Repts. Princeton Univ. Exp. Patagonia, 1896-1899, vol. 3.

Elliott, D. H., 1972. — Aspects of Antarctic geology and drift reconstructions. *In* Antarctic geology and geophysics (R. J. Adie, ed.). Oslo : Universitetsforlaget.

Estes, R., 1970. — Origin of the Recent North American lower vertebrate fauna: an inquiry into the fossil record. Forma et functio 3 : 139-163.

—— and M. H. Wake., 1972. — First fossil record of caecilian amphibians. Nature 239 : 228-231.

Fisher, R. L., J. G. Sclater, and D. P. McKenzie. 1971. — Evolution of the Central Indian Ridge, western Indian Ocean. Geol. Soc. Amer. Bull. 82 : 553-562.

Fleming, C. A., 1962. — New Zealand biogeography, a paleontologist's approach. Tuatara 10 : 53-108.

—— 1963. — Paleontology and southern biogeography. Pp. 369-385. *in* Pacific basin biogeography (J. L. Gressitt, ed.). 10th Pacific Sci. Congr.

Flores, G., 1970. — Suggested origin of the Mozambique channel. Trans. Geol. Soc. South Africa 73 : 1-16.

Foonen, J., 1972. — Breakup of Pangaea and isolation of relict mammals in Australia, South America, and Madagascar. Science 175 : 894-898.

Gabrin, D. E., 1970. — The origins of the New Zealand fauna and flora : a review. Geogr. Rev. 60 : 414-434.

Géry, J., 1969. — The fresh-water fishes of South America. Pp. 828-848 in Biogeography and ecology in South America, vol. 2 (E. J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe, and H. Sioli, eds.). The Hague : W. Junk.

Gorman, G., 1970. — Chromosomes and the systematics of the family Teiidae (Sauria, Reptilia). Copeia 1970 : 230-245.

Gosline, W. A., 1944. — The problem of the derivation of the South American and African fresh-water fish faunas. Anais Acad. Brasil. Cien. 16 : 211-223.

—— 1975. — A reexamination of the similarities between the freshwater fishes of Africa and South America. Mem. Mus. nat. Hist. Nat., sér. A, zool., 88 : 146-154.

Griffiths, J. R., 1971. — Reconstruction of the south-west Pacific margin of Gondwanaland. Nature 234: 203-207.

—— and R. Varne. 1972. — Evolution of the Tasman Sea, Macquarie Ridge and Alpine Fault. Nature (Phys. Sci.) 235 : 83-86.

Hamilton, W., 1967. — Tectonics of Antarctica. Tectonophys. 4 : 555-568.

Harrison, L., 1924. — The migration route of the Australian marsupial fauna. Aust. Zool. 3 : 247-263.

Hayes, D. E. and J. Ringis., 1972. — The early opening of the central Tasman Sea. Abstract, Amer. Geophys. Union, Wash., D. C. meeting, April.

Hedley, C., 1912. — The palaeogeographical relations of Antarctica. Proc. Zool. Soc. Lond. 124 : 80-90.

Heintzler, J. R. and R. H. Burroughs., 1971. — Madagascar's paleoposition : new data from the Mozambique Channel. Science 174 : 488-490.

Hennig, W., 1960. — Die Dipterenfauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. Beitr. Entomol. 10 : 221-329.

—— 1966. — Phylogenetic systematics. Urbana : Univ. Illinois Press.

Hoffstetter, R., 1972. — Relationships, origins, and history of the ceboid monkeys and caviomorph rodents: a modern reinterpretation. Evol. Biol. 6 : 323-347.

Hurley, P. M. and J. R. Rand., 1969. — Pre-drift continental nuclei. Science 164 : 1229-1242.

Jardine, N. and D. McKenzie., 1972. — Continental drift and the dispersal and evolution of organisms. Nature 235 : 20-24.

Jones, J. G., 1971. — Australia's Cenozoic drift. Nature 230 : 237-239.

Source : MNHN, Paris

KEAST, A., — 1969. Evolution of mammals on southern continents. VII. Comparisons of the contemporary mammalian faunas of the southern continents. Quart. Rev. Biol. 44 : 121-167.

—— 1971. — Continental drift and the evolution of the biota on southern continents. Quart. Rev. Biol. 46 : 335 378.

—— 1973. — Contemporary biotas and the separation sequence of the southern continents, Pp. 309-343. *In* Implications of Continental Drift to the Earth Sciences. D. H. Tarling and S. K. Runcorn, ed. London : Academic Press.

KLUGE, A., 1967. — Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 135 : 1-59

KNOX, G. A., 1963. — Antarctic relationships in Pacific biogeography. Pp. 465-474 *in* Pacific basin biogeography (J. L. Gressitt, ed.). 10th Pacific Sci. Congr.

KURTEN, B., 1969. — Continental drift and evolution. Sci. Amer. 220 : 54-64.

LAURENT, R. F., in press. — La distribution des amphibiens et les translations continentales. This symposium.

LE PICHON, X., 1968. — Sea-floor spreading and continental drift. J. Geophys. Res. 73 : 3661-3697.

—— and D. E. HAYES., 1971. — Marginal offsets, fracture zones, and the early opening of the South Atlantic. J. Geophys. Res. 76 : 6283-6293.

—— and J. R. HEIRTZLER., 1968. — Magnetic anomalies in the Indian Ocean and sea-floor spreading. J. Geophys. Res. 73 : 2101-2117.

LIEM, K. F., 1970. — Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces : Teleostei). Fieldiana (Zool.) 56 : 1-66.

LYNCH, J., 1971. — Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactylid frogs. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. No. 53 : 1-238.

MAXWELL, A. E., R. P. Von HERZEN, K. J. HSÜ, J. E. ANDREWS, T. SAITO, S. F. PERCIVAL, Jr., E. D. MILOW, and R. E. BOYCE., 1970. — Deep sea drilling in the South Atlantic. Science 168 : 1047-1059.

MAYR, E., 1944. — Timor and the colonization of Australia by birds. Emu 44 : 113-130.

—— (ed.). 1952. The problem of land connections across the South Atlantic, with special reference to the Mesozoic. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 99 : 79-258.

—— 1972. — Continental drift and the history of the Australian bird fauna. Emu 72 : 26-28.

MCDIARMID, R. W., 1971. — Comparative morphology and evolution of frogs of the Neotropical genera *Atelopus*, *Dendrophryniscus*, *Melanophryniscus* and *Oreophrynella*. Bull. Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist. No. 12 : 1-66.

MCDOUGALL, I. and M. W. MCELHINNY., 1970. — The Rajmahal Traps of India — K - Ar ages and palaeomagnetism. Earth Planet. Sci. Letters 9 : 371-378.

MCELHINNY, M. W., 1970. — Formation of the Indian Ocean. Nature 228 : 977-979.

MCKENNA, M. C., in press. — Biological consequences of plate tectonics. Bioscience.

MCKENZIE, D. P., 1972. — Plate tectonics and sea-floor spreading. Amer. Sci. 60 : 425-435.

—— and J. G. SCLATER., 1971. — The evolution of the Indian Ocean since the late Cretaceous. Geophys. J. Roy. Astron. Soc. 25 : 437-528.

MORGAN, W. J., 1968. — Rises, trenches, great faults, and crustal blocks. J. Geophys. Res. 73 : 1959-1982.

MYERS, G. S., 1938. — Fresh-water fishes and West Indian zoogeography. Ann. Rep. Smitb. Inst. for 1937, Wash., D. C. : 339-364.

—— 1966. — Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. Copeia 1966 : 766-773.

——1967. Zoogeographical evidence of the age of the South Atlantic Ocean. Studies Trop. Oceanogr., Miami 5 : 614-621.

NELSON, C. E., 1972. — Systematic studies of the North American microhylid genus *Gastrophryne*. J. Herpet. 6 : 111-137.

—— and H. S. CUELLAR., 1968. — Anatomical comparison of tadpoles of the genera *Hypopachus* and *Gastrophryne* (Microhylidae). Copeia 1968 : 423-424.

NELSON, G. J., 1969a. — The problem of historical biogeography. Syst. Zool. 18 : 243-246.

—— 1969b. — Infraorbital bones and their bearing on the phylogeny of osteoglossomorph fishes. Amer. Mus. Novitates No. 2394 : 1-37.

Source : MNHN, Paris

Oliver, W. R. B., 1925. — Biogeographical relations of the New Zealand region. J. Linn. Soc. Lond., Botany 47 : 99-140.

Patterson, C., 1975. — The distribution of Mesozoic freshwater fishes. Mem. Mus. nt. Hist. Nat., sér. A, Zool., 88 : 156-174.

Pitman, W. C. ,III, E. M. Herron, and J. R. Heirtzler, 1968. — Magnetic anomalies in the Pacific and sea floor spreading. J. Geophys. Res. 73 : 2069-2085.

Raven, P. H. and D. I. Axelrod. 1972. — Plate tectonics and Australasian biogeography. Science 176 : 1379-1386.

Regan, C. T., 1922. — The distribution of the fishes of the order Ostariophysi. Bijd. tot Diarkunde 22 : 203-207.

Reig, O., 1968. — Peuplement en vertébrés tétrapodes de l'Amérique du Sud. Pp. 215-260 *in* Biologie de l'Amérique Australe, vol. 4 (C. Delamare-Debouteville and E. Rapoport, eds.). Paris : C.N.R.S.

Reyment, R.A., 1969. — Ammonite biostratigraphy, continental drift and oscillatory transgressions. Nature 224 : 137-140.

—— and. E. A. Tait., 1972. — Biostratigraphical dating of the early history of the South Atlantic Ocean. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 264 B : 55-95.

Savage, J. M., 1966. — The origins and history of the Central American herpetofauna. Copeia 1966 : 719-766.

Schopf, J. M., 1969. — Ellsworth mountains : position in West Antarctica due to sea-floor spreading. Science 164 : 63-66.

Simpson, G. G., 1940. — Antarctica as a faunal migration route. Proc. 6th Pacific Sci. Congr. 2 : 755-768.

—— 1971. — Review of fossil penguins from Seymour Island. Proc. Roy. Soc. Lond. 178 B : 357-387.

Smith, A. G. and A. Hallam., 1970. — The fit of the southern continents. Nature 225 : 139-144.

Sproll, W. P. and R. S. Dietz., 1969. — Morphological continental drift fit of Australia and Antarctica. Nature 222 : 345-348.

Tedford, R. H., 1971. — Marsupials and global tectonics. Geol. Soc. Amer. Annual Meeting, November, Wash. D. C. (Abstract).

—— in press. — Marsupials and the new biogeography.

Trueb, L., 1971. — Phylogenetic relationships of certain Neotropical toads with the description of a new genus (Anura : Bufonidae). Los Angeles Co. Mus. Contri. Sci. No. 216 : 1-50.

Tyler, M. J., 1971. — The phylogenetic significance of vocal sac structure in hylid frogs. Univ. Kansas Publ. Mus Nat. Hist. 19 : 319-360.

Valentine, J. W. and E. M. Moores., 1972. — Global tectonics and the fossil record. J. Geology 80 : 167-184.

Ververs, J. J., J. G. Jones, and J. A. Talent., 1971. — Iado-Australian stratigraphy and the configuration and dispersal of Gondwanaland. Nature 229 : 383-388.

Wittmann, O., 1934. — Die biogeographischen Beziehungen der Südkontinente. 1. Die antarktischen Beziehungen. Zoogeogr. 2 : 246-304.

—— 1935. — Die biogeographischen Beziehungen der Südkontinente. 2. Die südatlantischen Beziehungen. Zoogeogr. 3 : 27-65.

Wright, J. B., 1968. — South Atlantic continental drift and the Benue Trough. Tectonophys. 6 : 310-310.

Source : MNHN, Paris

## DISCUSSION

*Intervention du Professeur R. Hoffstetter.*

La documentation réunie par M. Cracraft est remarquable et je l'en *félicite*. Peut-être, cependant, se montre-t-il un peu trop optimiste, en ce qui concerne sa « théorie biogéographique ». Pour ma part, je reste sceptique sur les informations que l'on peut tirer de la distribution *actuelle* d'un taxon, tant pour le lieu d'origine et l'histoire biogéographique de ce taxon, que pour la localisation de son groupe frère. On pourrait citer notamment bien des exceptions au postulat qui veut que la forme « ancestrale » occupe une position centrale et les formes dérivées des positions marginales dans l'aire de distribution d'un groupe. M. Cracraft lui-même souligne que les éléments de la faune néozélandaise (Rhynchocéphales, Leiopelmidés, Kiwis) sont très primitifs dans leurs groupes respectifs : je ne crois pas qu'il veuille en conclure que ces groupes ont leur berceau en Nouvelle-Zélande !

Certes la paléontologie présente trop de lacunes pour permettre, dans tous les cas et en toute certitude, la reconstitution d'une histoire paléogéographique. Elle apporte cependant des éléments dont il convient de tenir compte. Ainsi, pratiquement tous les Agamidés fossiles (y compris le plus ancien, *Euposaurus*, du Jurassique supérieur) proviennent de la Laurasie ; il est donc difficile de conclure qu'il s'agit probablement d'un groupe gondwanien ! En ce qui concerne les Téjidés, leurs représentants les plus anciens proviennent du Crétacé supérieur nord-américain ; il semble qu'ils s'éteignent ensuite localement ; mais on les retrouve en Amérique du Sud, où ils sont attestés depuis le Paléocène ; ils ne réapparaissent en Amérique du Nord que dans le Tertiaire supérieur ; en attendant de nouvelles découvertes, la prudence voudrait que l'on s'en tînt provisoirement à ce schéma concret, plutôt que de supposer un berceau hypothétique en Amérique du Sud.

*Réponse du Professeur Cracraft au Professeur R. Hoffstetter.*

The theory of biogeography that I advocate is deductive in form, that is, biogeography is deduced from some concept of phylogenetic relationships. The reasoning that has been proposed by Brundin, Nelson, and others has a logical structure such that *phyletically* primitive taxa will tend to be located at the center of origin of the group as a whole (simply because the center of origin is deduced from the phylogeny). This does not imply that " primitive " taxa cannot be distributed otherwise, only that one must have some phyletic evidence to show this (this issue is discussed in detail in a separate paper, " The Theory of Historical Biogeography, ").

I place less emphasis on the fossil record as an indicator of centers of origin than I do on phyletic patterns. I agree that the situation with the Agamidae is equivocal, but patterns within the Teiidae and their relationship to lacertids do not support a Laurasian origin.

*Intervention du Professeur A. Simonetta*

I shall like to know whether you have any new positive evidence for a monophyletic origin of the ratites. I am not aware of any convincing evidence for it and, as far as I can see from personal work on the skull morphology of the birds, *Rhea* seems to be related to the Tinamus and the Acpyornithidae are close to the Ostrich.

*Réponse du Professeur Cracraft au Professeur Simonetta.*

I have presented elsewhere (*Ibis*. in press) a re-evaluation of ratite phylogeny. The ratites and tinamous share several derived characteristics that support their monophyly : (1) the palaeognathous palate (Bock, W. J. 1963. *Proc. 13th Intern. Ornithol. Congr.* : 39-54), (2) rhamphotheeal structure (Parkes, K.C., G.A. Clark, Jr. 1966. *Condor* 68 : 459-71), (3) and pelvic structure (Cracraft, *Ibis*, in press).

Source : MNHN, Paris

*Intervention du Professeur P. G. Martin*

Since Dr. Cracraft places some emphasis on the reconstruction of Griffiths, I wish to draw attention to two relevant lines of geophysical evidence which that author did not discuss.

Ringis (1970) (Geoexploration 8, p. 250) has found a magnetic anomaly pattern in the Tasman sea trending N 30°W, i.e. about 45° to the adjacent coast of New South Wales. Ringis was unable to correlate these reversals with the reversal pattern up to 80 M.Y.B.P. and suggested that they were older. If he was correct, the Tasman sea must be at least 110 M.Y. old (since between 80 and 110 M.Y.B.P. there was a magnetically stable period) and Griffith's reconstruction for 80 M.Y.B.P. must be wrong.

Griffiths reasonably used the analysis of the Endeavour Fracture Zone (Christoffel and Ross (1970) Earth & Planetary Sci. Letters 8, 125 p.) to place the New Zealand platform against Mary Byrd Land at 80 M.Y.B.P. However, he ignored the Cretaceous magnetic pole for Marie ByrdLand (Schoren et al. (1970) Antarctic J. of the U.S.5, p. 219) which is at 105°E, 30°S and suggests that New Zealand plus Marie Byrd Land were not only far to the North in the Pacific but nearer to South America than to Australia.

*Réponse du Professeur Cracraft au Professeur Martin.*

Hayes and Ringis (1973. *Nature*, 243 : 454-58) have shown that the Tasman Sea was formed between 60-60 m.y. ago. Their study is reasonably consistant with the reconstruction of Griffiths. Clearly, however, our ideas about the geophysical history of New Zealand and West Antarctica are very tentative, and it very well may be that there has been some relative movement between the New Zealand-West Antarctic block and East Antarctica.

*Intervention du Professeur R. F. Laurent*

The Australian so called hylids are probably not hylids at all, but a parallel offshoot of the local cycloranines or myobatrachinea. After all, the reason why Australian tree frogs and South American tree frogs have been classified together is that both are arceferous and arboreal ! Caryologically, Dr Morescalchi detected relationships between the Australian tree frogs and the sympatric leptodactylids.

*Réponse du Professeur Cracraft au Professeur Laurent :*

I noted in my paper that the relationships of these Australian frogs are uncertain. To my knowledge, conclusive evidence has yet to be presented. If they do have relationships to hylids and/or leptodactylids (or to cycloranines which are probably related to one or the other of these families), then some trans-Antarctic distribution pattern seems likely.

Source : MNHN, Paris

# LA POSITION DE MADAGASCAR DANS LE DOUBLE PROBLÈME DU PEUPLEMENT ANIMAL ET DES TRANSLATIONS CONTINENTALES

par Renaud Paulian *

INTRODUCTION.

I. — Les données géologiques et géochronologiques absolues.
II. — Les analyses mobilistes.
III. — L'apport de la zoologie :
— l'interprétation des répartitions constatées
— les types de distributions demandées par les hypothèses mobilistes
A. — les formes malgaches à affinités australes
B. — les formes malgaches à affinités néotropicales
C. — les formes malgaches à affinités australo-néozélandaises
D. — les formes bipolaires
E. — essai d'interprétation des répartitions de type austral
IV. — CONCLUSION.

**Résumé.** — L'analyse du peuplement animal de Madagascar, si elle fait apparaître la survivance d'éléments archaïques, actuellement relégués sur l'une ou l'autre des extrémités méridionales du globe, ne met en évidence aucun élément dont la répartition fossile ou actuelle exige la mise en jeu des processus mobilistes. La faible importance numérique de ces éléments austraux, leur dispersion à travers les groupes zoologiques, ne permet pas d'y trouver un appui aux hypothèses mobilistes, pas plus qu'elles ne s'y opposent. Il convient cependant de souligner l'absence profonde d'affinités entre les Séchelles et Madagascar d'une part, le caractère récent des Mascareignes et le fait que leur faune ne saurait fournir un argument en faveur des distributions de type « lémurien » de l'autre.

**Summary.** — The survival of archaic elements in the Madagascar fauna, surviving at present in one or another southern ends of the world, despite its importance, offers no example whose fossile or present distribution can be explained only by reference to wegenerian-type systems.

The feeble numerical weight of these southern elements, their haphazard distribution through widely different zoological groups, deprives them of any value as proof of a wegenerian system, though they do not disprove this same system.

The deep differences in the faunas of Madagascar and the Seychelles Islands should be stressed ; the recent character of the Mascarenes Islands deprives them of any value as element in a lemurian distribution chain.

* Recteur de l'Académie de Bordeaux.
29 Cours d'Albret
33000 — Bordeaux.

Source : MNHN, Paris

## INTRODUCTION

La querelle des zoologistes mobilistes et antimobilistes a trouvé dans la région malgache (au sens des géographes) un terrain de choix.

En utilisant les mêmes documents, tirés du prodigieux essor de notre connaissance de la faune de la région de 1947 à 1961, des auteurs comme R. Jeannel et A. Vandel, d'une part, J. Millot de l'autre, se sont affrontés en un combat violent il y a une vingtaine d'années.

Pour les premiers, la réalité du Continent de Gondwana et de son morcellement ressort à l'évidence des travaux des zoologistes et ceux-ci permettent même de reconnaître des étapes précises dans les phases de destruction du continent initial, telle cette *Sudamadie* réunissant Madagascar à la partie méridionale de l'Afrique du Sud.

Pour les seconds, rien dans le peuplement de Madagascar n'exige le recours à l'hypothèse mobiliste ni ne concourt à l'appuyer.

Dans le domaine de la zoologie, la querelle mobiliste qui a rebondi pendant les années 1950-1960, a puisé le meilleur de ses arguments dans la faune malgache. Depuis cette période, les problèmes géophysiques ont pris le pas sur les problèmes biologiques dans l'analyse du mobilisme, ce qui satisfait à l'une des critiques les plus pertinentes formulées contre les thèses mobilistes. D'autre part, le point sensible du contentieux mobiliste s'est déplacé dans l'espace et se situe maintenant au niveau de l'Antarctide et des liaisons entre les diverses terres australes. Aussi redevient-il possible d'étudier avec plus de précision et moins de passion, en faisant appel aux recherches poursuivies depuis dix ans dans la région malgache, ce que la zoologie de l'Océan Indien Occidental apporte ou retire aux constructions mobilistes.

Dans ce qui suit, nous nous refuserons à toute discussion des faits paléogéographiques comme des mécanismes d'une éventuelle dérive et nous nous bornerons, après avoir exposé ces faits tels qu'ils sont actuellement présentés par les principaux partisans et adversaires de l'hypothèse mobiliste, à rechercher les exigences paléogéographiques que l'on peut dégager d'une connaissance de la faune du domaine insulaire de l'Océan Indien Occidental.

## I. — LES DONNÉES GÉOLOGIQUES ET GÉOCHRONOLOGIQUES ABSOLUES

Bien que repris fréquemment dans les travaux récents, il semble indispensable de rappeler tout d'abord le cadre que nous offrent la géochronologie et la géologie stratigraphique. Les données disponibles sont encore incomplètes, elles permettent cependant de définir un certain nombre de situations.

*Madagascar.*

L'essentiel de la Grande Ile appartient à trois systèmes (du Vohibory, du Graphite, Androyen) antérieurs à 2.420 millions d'années. Ce vieux socle a été marqué, avant le permien, par des intrusions granitiques dont les plus récentes, celles de l'Andringitra, ont 550 millions d'années.

La dernière orogénèse ayant affecté Madagascar est antécambrienne ; depuis cette époque (Besairie 1960) aucune tectonique tangentielle ne s'est manifestée ; ceci n'exclut pas l'intervention d'une tectonique verticale, fort importante, qui a abouti à la constitution d'un relief très jeune. Cette tectonique verticale est marquée par deux directions majeures dessinées par la grande fracture de la côte Est (N. 20° E) qui se retrouve en bien d'autres secteurs, et par les fractures limitant le Bemaraha (N. 20°W). L'Eocambrien est marqué à 485 millions d'années par la mise en place généralisée de pegmatites et de minéralisation à phlogopite-thorianite qui se retrouve très largement tout autour de Madagascar à la périphérie de l'Océan Indien. Signalons ici que les minéralisations de l'Androyen d'âges différents, font apparaître dans le sud est malgache d'étroites analogies géochimiques et pétrographiques avec celles de Ceylan et de Travancore.

Source : MNHN, Paris

Le socle affleure la mer à l'Est sauf là où il est bordé par des coulées crétacées ou par du Crétacé marin. Dans l'extrême Nord de l'île, une écharpe de karroo de l'Isalo vient jusqu'au littoral oriental.

Vers le Sud, le vieux socle est recouvert de formations récentes sans apparitions de formations secondaires.

Vers l'Ouest, les formations littorales, presque partout récentes, sont limitées en certains secteurs, vers le Canal de Mozambique, par du Miocène marin, ou remplacées par de l'Eocène ou de l'Oligocène marin. Dans le Sambirano, les formations du karroo atteignent la mer à la presqu'île d'Ampasindava ; le massif d'Ambre et le Bobaomby sont volcaniques, néogènes et quaternaires.

Vers l'intérieur, des dépôts de Jurassique et de Crétacé marin forment une bordure presque continue, flanquée dans le Sud d'une large écharpe d'Eocène et d'Oligocène marin, écharpe réapparaissant dans l'Ouest et dans toute la région de Majunga.

A l'intérieur des dépôts Crétacés et Jurassiques marins qui enserrent des dépôts de Crétacé et de Jurassique continentaux, le système du karroo de l'Isalo forme une bande irrégulière mais continue, très élargie derrière le Cap Saint-André, où elle est marquée de coulées et d'intrusions crétacées. Rappelons que les formations du karroo montrent des intercalations marines fossilifères dont la plus ancienne, ouvrant le Canal de Mozambique au Permien moyen, amène une mer chaude à polypiers sur les terres à *Glossopteris*. En contact direct avec les schistes cristallins, le plus ancien groupe du karroo, le groupe de la Sakoa, débute par un grand épisode glaciaire correspondant au Dwyka Sud-africain.

A partir du Permien moyen, si les données paléontologiques ne permettent pas de limiter avec précision l'évolution des rivages du Canal de Mozambique, du moins établissent-elles, pour le Permien au moins, l'évolution indépendante des faunes reptiliennes malgache (exclusivement formée de Sauropsidés) et sud-africaine (largement dominée par les Théropsidés). La séparation de fait est donc intervenue entre ces deux régions, ce qui n'exclut pas cependant « l'existence de liaisons continentales entre les deux pays » (Piveteau 1955) mais limite l'importance des ces liaisons.

Sans exagérer l'importance d'observations isolées, disons ici que les très rares fossiles d'Insectes permiens de Madagascar (Paulian 1965) ne semblent pas montrer de parenté utilisable avec les faunes permiennes déjà décrites des États-Unis, de Russie et d'Australie.

Pendant l'Eotrias, la faune de Poissons d'Ambilobe n'a aucun équivalent — sauf en Angola — sur les terres gondwaniennes, mais se retrouve au Groenland et au Spitzberg. Les Poissons du Karroo africain sont d'eau douce, ceux d'Australie plus récents. Les affinités des Ammonites sont himalayennes, mais aussi avec l'Idaho et le Groenland. Toute cette période est marquée par des alternances de faciès continentaux et marins, d'eau peu profonde et chaude.

Au Jurassique, aussi, alternent, avec cependant une prédominance très nette des périodes marines, les sédiments continentaux et marins. Ces alternances se retrouvent aux Crétacés inférieur et moyen et jusqu'au Campanien où la transgression marine s'affirme et s'étend.

A partir du Campanien, les observations de surface et l'analyse des sondages pétroliers permettent de conclure à l'existence de formations continues, d'origine marine et de très fort développement vertical, sur le littoral du Canal de Mozambique, à travers tout le Tertiaire, jusqu'au Miocène inclus.

Les données paléontologiques peuvent ainsi se résumer comme suit :

La séparation entre Madagascar et l'Afrique continentale s'établit au Permien moyen. Par la suite, des variations du niveau de la mer ont été constatées le long du canal de Mozambique jusqu'au Campanien, après quoi la séparation semble totale et définitive.

La permanence des grands traits du Canal de Mozambique, considéré comme un géosynclinal dont la subsidence débuterait au Carbonifère tardif, et montrerait des variations plus ou moins localisées jusqu'au Campanien, s'appuie sur la présence, dans les laves des Comores, d'inclusions gréseuses (grès d'origine éolienne), d'un bloc de quartzite et de sables arkosiques dont certains d'origine granitique puisqu'ils renferment des microclines (Strong & Flower 1969). Ces éléments ont été arrachés au substrat initial des Comores par les éruptions volcaniques.

Au Pliocène, Madagascar est le siège d'une activité volcanique relativement intense marquée par des épisodes importants à 5, 3 MA et à 3, 2 MA dans l'Ankaratra et sans doute au Tsaratanana et à la montagne d'Ambre (G. Mottet, in litt. 11 octobre 1971). Un volcanisme quaternaire se manifeste à nouveau aux Comores.

Source : MNHN, Paris

La séparation de Madagascar et des terres situées plus à l'Est (Indes, Ceylan, Australie) ou avec le pont subantarctique, ne peut être datée avec précision et sa réalité même ne peut être déduite des seules données paléontologiques.

Vers le Sud, diverses recherches (Battistini 1964) permettent d'affirmer que le continent malgache a été plus étendu, mais sans que l'on puisse préciser beaucoup. Rien, cependant, ne justifie, semble-t-il, l'analyse de Jeannel et l'extension méridionale considérable qu'il attribue à Madagascar ; la ligne de retombée brutale des fonds suivant, à assez faible distance, la ligne du littoral. Vers l'Est, une faille brutale isole Madagascar.

*Ile Maurice*

Les éléments les plus anciens du socle mauricien sont mis en place au Pliocène ancien, entre 7, 8 et 6, 8 MA, en plusieurs fois. D'autres émissions volcaniques marquant les dates de 5 MA et de 3, 45 — 3 MA, sont à peu près contemporaines des formations volcaniques les plus récentes de l'Ankaratra et atteignent la fin du Pliocène. De nouvelles émissions de 2 MA et entre 0,7 et 0, 17 MA marquent le Pléistocène.

*Ile de la Réunion.*

Les roches les plus anciennes ont 2 MA, une autre série date de 0,3 MA et le volcanisme est encore actif actuellement.

*Ile Rodriguez.*

Les seules dates obtenues sont de 1,5 à 1,3 MA, les récifs coralliens soulevés (comme ceux de l'île Maurice) reposent sur basalte et sont pléistocènes. L'existence de bancs coralliens soulevés au Pléistocène indique l'existence de hauts-fonds dans la région, mais aucun indice ne permet de rattacher ces hauts-fonds à des terres émergées ou à une zone continentale. Ainsi les Mascareignes correspondent-elles à des créations très tardives qui n'ont pas leur place dans l'analyse des mouvements continentaux autour de l'Océan Indien.

## II. — LES ANALYSES MOBILISTES

Il ne nous appartient pas ici, nous le répétons, de discuter des mécanismes divers ayant pu aboutir à des mouvements relatifs entre masses continentales. Nous ne retiendrons que les schémas généraux des divers auteurs, en faisant ressortir d'une part les positions relatives des parties avant leur séparation, d'autre part les dates proposées pour ces séparations. Il convient de rappeler que les études sur le thème mobiliste font essentiellement usage de données paléomagnétiques et des concordances pétrographiques, tectoniques ou géomorphologiques. Dans un premier système, celui défini par A. Wegener et retenu dans les travaux de nombreux auteurs dont R. Jeannel, le bloc Gondwanien s'est brisé entre Madagascar et le socle Indien à la fin du Crétacé. La séparation entre l'Afrique et Madagascar se situerait plus tard et la Sudamadie ne se serait rompue qu'à l'Oligocène.

Dans ce schéma, Madagascar accolé à l'Afrique au niveau du Tanganyika est contigu, dans sa région Nord-Est, à l'Inde qui porte Ceylan sur sa face Sud-Est. Les terres antarctiques s'intercalant entre l'Afrique du Sud, Madagascar et l'Australie qui vient au contact de l'Inde et de l'Insulinde.

Mais ce schéma présente de très importantes variantes. McElhinny (1970) estime que la séparation entre l'Inde et Madagascar se situe à la frontière mésozoïque-caenozoïque, bien après la rupture de Madagascar et de l'Afrique. De plus les Seychelles seraient restées plus tardivement encore unies à Madagascar. Pour Smith et Hallam (1970), Madagascar aurait été, avant la dérive, très au Nord, contre la partie nord de la côte du Kenya, les Seychelles situées entre la Somalie et le Pakistan ; Ceylan au Sud de Madagascar; le bloc australien complètement séparé de Madagascar par l'Inde et par l'Insulinde. Les séparations entre l'Afrique, l'Inde et Madagascar auraient été sensiblement synchrones, se situant entre le Crétacé Supérieur et le Campanien ou entre le Crétacé Supérieur et le Jurassique inférieur.

Source : MNHN, Paris

L'isolement afro-malgache serait seulement de peu plus récent que l'isolement de ses deux constituants et de l'Inde.

Ainsi, bien loin de fournir une base de réflexion simple, le recours aux hypothèses mobilistes nous pose des problèmes contradictoires. Notre analyse, pour être objective, doit s'attacher à vérifier si les données zoologiques, d'elles-mêmes, nous apportent des réponses claires et sans ambiguïté. Les questions posées sont simples :

Le peuplement ancien (mésozoïque) de Madagascar montre-t-il des éléments dont la distribution suppose un regroupement des masses continentales méridionales ?

Nous permet-il de dater les uns par rapport aux autres, les mouvements de ces masses et d'en dégager la succession ?

Dans cette approche, nous devrons avoir présent à l'esprit le résultat de l'analyse des données géochronologiques relatives aux Mascareignes qui nous permet de confirmer la position prise, entre autres, par R. Paulian (1935, 1952, 1961) et par J. Millot (1952, 1953). Ne peuvent être étudiées, à propos de la dérive des continents, que les relations entre Madagascar, les Seychelles, l'Afrique du Sud-Est, l'Inde et l'Australie. Les arguments que R. Jeannel, A. Vandel et d'autres ont voulu tirer de la faune des Mascareignes sont sans objet ici, quel que soit leur intérêt dans l'absolu. En effet, les Mascareignes sont datées avec précision de la fin du Pliocène et du Pléistocène, bien après l'achèvement des grands mouvements wégeneriens.

Cette constatation est d'autant plus importante qu'elle nous oblige à accepter l'hypothèse d'une introduction accidentelle de certains éléments faunistiques, hautement spécialisés, et dont on avait voulu se servir pour appuyer l'hypothèse wégenerienne. Citons simplement ici les Bembidiines endogées de la Réunion et de Maurice, mais aussi les genres *Nesosisyphus*, *Nesovinsonia*, *Rhyparus*, *Vinsonella*, etc., comme certains groupes d'*Anchomenini*, les *Cratopus* et tant d'autres Coléoptères. La présence à la Réunion d'un *Anillopsis* certain (Basilewsky 1974) représentant un genre crétacé (Jeannel 1957) alors que l'île est de formation récente suffit à le montrer à l'évidence.

Toute distribution lémurienne englobant l'une ou l'autre des Mascareignes sera, de ce simple fait, suspecte. Elle montrera seulement :

*a*) la parenté existant entre une forme orientale et une forme malgache ;

*b*) l'ampleur des transports passifs qui ont amené cette forme jusqu'aux Mascareignes.

Nous nous retrouvons dans le cas classique : formes parentes représentées sur deux zones continentales séparées dont il nous faut déterminer — selon la méthode si finement élaborée par L. Brundin (1966) — si elles sont liées entre elles (et si elles furent de ce fait en continuité) ou si elles dérivent toutes deux d'une souche beaucoup plus lointaine et géographiquement aussi distante.

## III. — L'APPORT DE LA ZOOLOGIE

Rappelons (Paulian 1961) que la faune malgache riche et originale se présente comme « archaïque, conservatrice, mais atteinte de façon très inégale d'une intense spéciation ». Cette faune est aujourd'hui une des mieux connues des faunes tropicales. Il est donc logique de confronter les conclusions et les hypothèses des géologues aux observations du zoologiste.

Comment utiliser les données de la Zoologie en les confrontant aux positions des géologues ? Constatons tout d'abord qu'en toute hypothèse, l'isolement relatif des diverses masses continentales était atteint à la fin du mésozoïque. Aussi serons nous amenés d'une part à conserver une place importante aux phénomènes de transports passifs qui ont seuls pu permettre, par exemple, le peuplement de ces terres pliocènes ou post-pliocènes que sont les Mascareignes, d'autre part, à porter l'étude sur les groupes plus anciens. Le matériel zoologique ne sera utilisable que si nous avons toute raison de lui attribuer un âge au moins mésozoïque.

Pour la faune malgache, les groupes répondant à cette exigence sont à rechercher chez les Reptiles, les Poissons et les Amphibiens et parmi les Invertébrés, chez les Crustacés, les Arachnides, les Myriapodes, les Insectes (pro parte). L'absence de toute faune ancienne de Mammifères et l'absence d'Onychophores actuels à Madagascar nous amènera à les laisser de côté.

Source : MNHN, Paris

Parmi les groupes isolés, une double exigence s'imposera.

— La première, que L. Brundin a récemment rappelée avec force et qui était à la base des recherches de R. Jeannel, est que le groupe considéré ait été l'objet d'une étude phylogénétique satisfaisante, étude s'inspirant des principes de W. Henning et utilisant l'opposition entre caractères plésiomorphes et caractères apomorphes, ainsi que la notion d'espèces-sœurs.

Disons tout de suite que cette exigence, dont l'importance ne saurait être surestimée, se heurte à une difficulté pratique immédiate : l'inégale connaissance des faunes tropicales. Elle a aussi un aspect dangereux. De ce qu'une filiation, par couples d'espèces-sœurs, peut être établie avec le matériel existant, on ne saurait sans abus manifeste conclure que cette filiation est la seule vraie. L'étude des caractères phylogénétiques est en continuelle révision et la distinction entre apomorphes et plésiomorphes, même si elle ressort d'une façon éclatante d'une analyse fine, peut être remise en question peu après. Les exemples abondent et de la part des meilleurs auteurs. L'un des plus redoutables dangers de l'emploi exclusif de la méthode phylogénétique tient au jeu des ajustements successifs et réciproques de la filiation et de la zoogéographie. Chaque nouvelle découverte dans l'un des domaines amène une évolution dans l'autre domaine, évolution destinée à vérifier le bien fondé du système en lui donnant au besoin le coup de pouce nécessaire, justifié par la « preuve » apportée par la conception initiale qui est ainsi, alternativement et selon les besoins, déduction ou preuve.

— La seconde est liée à la connaissance des aptitudes au transport et à l'indigénation. Le conflit, en la matière, entre les tenants des thèses opposées est très violent. Mais il ne semble pas que les « anti-transports » aient pu apporter d'arguments décisifs dans un débat dominé par des considérations affectives. L'étude de Leston (1957) montre en tous cas combien tout se passait comme si beaucoup de répartitions étaient commandées par le jeu dialectique de deux aptitudes, aptitude au transport / aptitude à l'indigénation : ces deux aptitudes pouvant, à leur tour, être à peu près toujours distinguées en actives ou passives ou, en d'autres termes, comme traduisant une spécialisation ou au contraire une absence de spécialisation. Si la démonstration de Leston est retenue, la dispersion accidentelle des espèces a joué un rôle très considérable, même si elle n'est pas le procédé de dispersion le plus important. Dans ces conditions, cette méthode de dispersion ne peut être écartée à priori et suppose une étude attentive des cas observés.

*L'interprétation des répartitions constatées.*

Les faits biogéographiques — en supposant l'étude phylogénétique correctement menée — se traduisant sur la carte par un certain nombre de types de répartition différant entre eux mais se présentant sous des formes plus ou moins achevées, plus ou moins parfaites. Ce serait une grave erreur de méthode que de s'en tenir aux seules expressions graphiques dont l'analyse serait aisée car toutes ont, au départ, le même poids.

Nous examinerons certains cas de répartition discontinue faisant apparaître de possibles relations faunistiques entre des terres de l'hémisphère austral actuellement largement séparées. Parmi ces cas, les uns sont fondés ou peuvent s'appuyer sur des documents paléontologiques, les autres sont limités à la répartition actuelle. Avant de les passer en revue, il convient de rappeler les conséquences que l'on peut attendre du jeu des hypothèses mobilistes, celles-ci étant nécessairement plus rigides — puisque constituant toujours un système cohérent — que ne le sont les hypothèses des fixistes faisant appel aux mouvements verticaux de l'écorce.

*Les types de distribution demandés par les hypothèses mobilistes.*

Les hypothèses mobilistes supposent qu'au cours du Mésozoïque, une faune propre aux terres gondwaniennes se soit développée, distincte de celle du reste du globe. Des affinités particulières doivent marquer les faunes occupant actuellement les terres gondwaniennes et ces affinités doivant être d'autant plus fortes que les terres ont été, par la suite, plus complètement isolées des autres régions du globe et protégées de l'immigration des formes plus récentes.

D'autre part et selon les hypothèses, la rupture Afrique-Madagascar a précédé la rupture Madagascar-Indes, en a été concomitante ou lui a fait suite. Mais, dans tous les cas, la séparation entre les

Source : MNHN, Paris

trois masses continentales a été achevée au Jurassique. Les affinités afro-malgaches devraient donc être d'importance sensiblement comparable et porter sur des groupes également anciens.

Peut-être faut-il ajouter que la nature même du couvert forestier malgache, l'importance de la plusisilvia, aurait dû favoriser les éléments orientaux au détriment des éléments africains.

Nous allons essayer d'examiner successivement les deux séries d'exigences en analysant d'abord la répartition des formes malgaches à affinités australes, sudaméricaines ou australiennes. Les formes à affinités sudafricaines sont un élément normal du peuplement malgache dans les deux systèmes : mobiliste et fixiste, puisque, pour tous deux, Madagascar s'est séparé de l'Afrique du Sud à la fin du Mésozoïque. Aussi, dans l'analyse qui suit, nous ne distinguerons pas entre les formes malgaches et les formes afro-malgaches.

A. — *Les formes malgaches à affinités australes.*

Nous rangeons ici des formes représentées, en dehors de Madagascar, sur deux au moins des zones australes : Amérique du Sud, Afrique du Sud, Australie — Nouvelle Zélande, conservant une appellation proposée antérieurement et ne préjugeant pas de l'origine propre des espèces (Paulian 1957, 1961). Il apparaît aussitôt que des groupes assez marquants, si peu nombreux, présentent une telle répartition.

Notons cependant, tout d'abord, l'absence totale de Vertébrés présentant une répartition australe. La seule exception serait donnée par les Cheiroptères de la famille endémique des *Myzopodidae* apparentée à des formes néotropicales et, sans doute, néozélandaises. Mais l'ordre fournit, du fait de sa mobilité, un mauvais matériel zoogéographique. L'absence de Batraciens ou de Poissons à affinités australes semble en particulier remarquable.

Parmi les Invertébrés, nous pouvons citer :

Des Crustacés, les *Parastacidae*, avec le genre *Astacoides* à Madagascar et des genres endémiques en Amérique du Sud, en Australie, Tasmanie et Nouvelle Zélande. L'étude des parasites d'*Astacoides* serait du plus haut intérêt.

Des Araignées Mygalomorphes, les *Calathotarsinae* représentées au Chili, à Madagascar et en Australie. Nous évoquerons les *Archaea* à propos des Arthropodes de l'ambre.

Des Myriapodes, le genre *Paralamyctes* Poc. connu d'Afrique du Sud, d'Amérique du Sud, de Nouvelle Zélande et de Madagascar. Mais dans cette dernière région, le genre est représenté en partie par des espèces importées, en partie par des espèces apparemment endémiques. Et la capture, à plusieurs reprises, dans des stations d'altitude de l'Andringitra, et uniquement dans ce massif d'accès difficile, au-dessus de 2000 m., d'un autre Chilopode de grande taille d'origine sudafricaine, *Scutigerina weberi* Silv., nous oblige à être très réservé sur l'endémisme des espèces de cet ordre.

Des Insectes assez variés :

Parmi les Diptères, les *Edwardsininae*, sous-famille de Blépharocérides localisés à l'Amérique du Sud, l'Australie et Madagascar et représentant, avec le genre *Paulianina* Alex. la presque totalité des espèces malgaches. La répartition des Tipulides *Ctenolimnophila* du sous-genre *Campbellomyia* est identique. Le genre d'*Acroceridae Parahelle* Sehlinger malgache s'apparente à des genres chiliens et néozélandais.

Parmi les Orthoptères, les *Henicinae* qui sont en plus africains.

Parmi les Hémiptères, le genre *Systelloderes* Blanch., d'Afrique, de Madagascar, d'Amérique du Sud et de Nouvelle Zélande.

L'un des cas les plus embarrassants est constitué par la répartition à dominante australe de groupes pénétrant très avant dans la zone tropicale nord. Certes les terres ainsi occupées ont souvent fait partie de la Gondwanie (cas des *Acavidae*) mais étant en continuité avec les terres holaretiques, elles ont aussi bien pu servir de voie de passage dans le sens Nord Sud.

B. — *Les formes malgaches à affinités néotropicales.*

Cette catégorie est en apparence relativement importante. Elle comprend des Reptiles, des Insectes et des Myriapodes, les *Spirostreptidae*.

Parmi les seconds, nous pouvons citer des Mantides (*Tisma* G. T. dont les affinités intéressent la biologie comme la morphologie) ; Phasmides *Pygirrhynchinae*, Ephéméroptères du groupe *Euthy-*

Source : MNHN, Paris

*plocia* Eaton ; Coléoptères (*Homalomorphus* Hust. et *Anaballus* Germ., des Curculionides, *Conopogaster* Fairm., des Cérambycides, Hydraenides primitifs à onze articles antennaires, plus terrestres qu'aquatiques à Madagascar) ; Lépidoptères (*Pseudococcus* Gaede).

Toutes ces formes étant inconnues à l'état fossile, nous ne pouvons que constater l'existence d'une parenté plus ou moins significative.

Les Reptiles, eux, vont nous apporter une information beaucoup plus riche grâce aux documents paléontologiques.

Trois groupes malgaches ont d'indiscutables affinités néo-tropicales sans équivalent ailleurs : les Chéloniens, les *Boidae* et les *Iguanidae*.

Nous pouvons reprendre ici les observations de Ch. P. Blanc (1971).

Les *Iguanidae* ne sont actuellement connus que de Madagascar (2 genres), de Mélanésie (1 genre monotypique) et d'Amérique tropicale (environ 50 genres dont 3 ou 4 aux Galapagos). Les formes malgaches peuvent être rapprochées des formes américaines peu évoluées mais diffèrent profondément de la forme mélanésienne. La famille est connue à l'état fossile de l'Oligocène néarctique. Aucun fossile n'est connu d'Afrique ni d'Asie. Les *Iguanidae* malgaches, qui n'ont que des rapports assez éloignés avec les formes du Pacifique, des Galapagos et d'Amérique tropicale, ont des fossiles européens de l'Eocène et nord-américains de l'Oligocène.

Les deux genres malgaches de *Boidae* se rapprochent respectivement de deux genres américains, mais avec des traits plus primitifs qu'eux, ce qui en ferait plutôt un rameau parallèle. Un *Boidae* fossile est connu du Crétacé supérieur de Madagascar (*Madtsoia*) ; il est apparenté à des espèces du Paléocène de Patagonie. Un *Boidae* est connu de l'Eocène supérieur d'Afrique. Les deux *Boidae* de l'île Maurice sont très primitifs (plus encore que les *Madtsoia*) ; ils constituent donc un rameau ancien mais pourraient dériver d'une forme marine indépendante.

Les affinités néotropicales des Chéloniens marquent les Tortues géantes du genre *Testudo* L., d'une part, le genre *Erymnochelys* de l'autre. Les Tortues géantes sont connues à l'état fossile de l'Eocène d'Afrique — et sans doute de France et de l'Inde — et du Pléistocène à Madagascar et aux Mascareignes. Actuellement, les formes géantes ne survivent plus qu'à Aldabra d'une part, et aux Galapagos de l'autre ; leur large extinction dans l'Ouest de l'Océan Indien coïncide avec l'arrivée des navigateurs européens dans la région. Il est frappant de constater que les espèces des Seychelles, d'Aldabra et de Madagascar appartiennent à un sous-genre encore représenté par une espèce malgache de taille moyenne et connu de l'Eocène du Fayoum, le sous-genre *Asterochelys* Gray, alors que les espèces éteintes des Mascareignes et actuelles des Galapagos appartiennent à un sous-genre *Cylindraspis* Fitz. beaucoup plus évolué.

La coupure taxonomique entre formes mascareignes et formes malgaches a ici sa pleine valeur et montre bien l'isolement du domaine mascareigne. N'oublions pas cependant, que l'origine pliocène des Mascareignes reporte à une date très tardive l'arrivée — ou les arrivées — des représentants de ce sous-genre à Maurice, Rodriguez et la Réunion et rend encore plus étonnante sa présence aux Galapagos. Les affinités néotropicales du genre malgache *Erymnochelys* sont connues depuis longtemps. Mais le genre américain *Podocnemis*, auquel on le rattache, est connu du Crétacé Supérieur d'Amérique du Nord, du Crétacé Supérieur récent de l'Amérique du Sud, de l'Eocène au Pléistocène en Afrique et de l'Eocène en Asie méridionale.

Les Dinosauriens nous apportent aussi un cas de parenté néotropicale avec *Laplatosaurus (Titanosaurus) madgascariensis* Dep. du Crétacé Supérieur, proche d'une forme du Turonien-Sénonien de Patagonie. Mais d'autres formes du même groupe sont apparentées à des éléments africains, européens ou nord-américains. *Barasaurus besairiei* Piv. du Permien Supérieur malgache, proche d'*Owenetta* Broom d'Afrique du Sud et avec des parents en Europe et en Amérique du Nord ; *Hovasaurus* Piv. proche de *Tangasaurus* Haughton à la même époque, bien que plus adapté à la vie aquatique.

C. — *Les formes malgaches à affinités australo-néozélandaises.*

Ces formes sont peu nombreuses ; si les *Archaeidae* sont laissées de côté (c'est à dire si le genre *Mecysmauchenius* de Patagonie appartient bien à la même famille que les *Archaea*), on ne peut guère retenir ici que quelques groupes.

Source : MNHN, Paris

Parmi les Opilions, la sous-famille des *Triaenobuninae* dont les deux espèces malgaches n'ont d'affinités qu'australo-néozélandaises.

Parmi les Insectes, le genre de Jasside *Paulianiana* Evans du haut Ankaratra, n'a d'affinités connues qu'avec un genre néozélandais. Les Thysanoures du genre *Campodella* Silv. sont connus d'Australie et de Madagascar.

Un genre de Coléoptères Curculionides malgache, *Piazocaulus* Fairm. n'a d'affinités qu'avec les Leptosides australiens.

Les Plécoptères malgaches appartiennent tous aux *Protonemourinae* à étroites affinités sud-africaines et australo-néozélandaises. Il s'agit là, comme pour les *Triaenobuninae*, d'un groupe réellement primitif.

D. — *Les formes bipolaires.*

L'étude de la répartition des formes australes amène inévitablement à se pencher sur les répartitions bipolaires. De très nombreuses formes, en effet, ont actuellement une répartition australe tout en possédant quelques éléments dans l'hémisphère nord.

Nous pouvons citer ici :

Le Trichoptère *Paulianodes* Ross, endémique malgache, allié à des genres chiliens et holarctiques. Les Mégaloptères *Protosialis* v.d. Weele, malgache, sudafricain et mexicain et *Madachauliodes* Paul. aux parentés sudafricaines et angariennes. Les Coléoptères *Tenebrionidae Adeliini* largement australo-néozélandais, retrouvés à Madagascar et dans l'hémisphère Nord. Les Coléoptères *Pythidae, Oedemeridae* et *Serropalpidae* en fourniraient d'autres exemples. Le genre *Austronipharpus* Monod, des Amphipodes a cette répartition.

Dans cette catégorie, nous avions cité en 1961 les Opilions. La répartition des *Triaenonychinae* est très significative. Plus de 50 % des espèces malgaches appartiennent à cette sous-famille et se répartissent en 12 genres. 25 genres sont connus d'Australie, de Tasmanie et de Nouvelle Zélande, avec une espèce de l'île Crozet ; 3 genres sont connus du Chili et de l'Ouest de l'Amérique du Nord ; 1 genre enfin est sudafricain.

Mais l'analyse des formes bipolaires n'a son plein sens que si nous n'oublions pas le cas de groupes et de genres nettement holarctiques mais possédant quelques espèces australes : ainsi les Trichoptères du genre *Wormaldia* M'Lachl.

Elle suppose aussi que nous pensions aux enseignements apportés par la faune de l'ambre de la Baltique.

Les fossiles oligocènes ont été relativement bien étudiés. Parmi les milliers d'espèces d'Arthropodes reconnues, certaines présentent une répartition actuelle totalement imprévue, localisée aux terres australes ou surtout représentée sur ces terres.

Nous pouvons citer :

Parmi les *Ichneumonoidea*, les *Megalyridae* connus par un genre de l'ambre, 2 genres monospécifiques en Afrique du Sud dont l'un (*Dinapsis* Waterst.) a 5 espèces à Madagascar, et un genre de 2 espèces en Insulinde.

Parmi les Rhynchophores de l'ambre, *Apion (Aspidapion) khnzoriani* Zherichin est sans parents paléarctiques mais est proche de *A. pamanzianum* Bég. Bill. de la région malgache. Les autres espèces décrites ne montrent pas d'affinités avec la région éthiopienne, mais sont apparentées aux formes australiennes (*Carsuccinicus* Voss, *Anchorthorrhinus* Voss) et aux formes de *Naupactini* néo-tropicaux, ainsi qu'à des formes orientales et holarctiques.

Le Pausside de l'ambre montre seulement l'existence en Europe d'un représentant d'une faune tropicale qui ne survit plus, au nord de la Méditerranée, que dans des stations thermophiles localisées.

Enfin, l'*Archaea* de l'ambre appartient à une famille très spécialisée qui n'est représentée actuellement qu'à Madagascar (7 espèces d'*Archaea*), en Afrique du Sud (1 espèce retrouvée à Madagascar), en Australie (3 espèces en 2 genres dont le genre *Archaea*) et en Nouvelle Zélande (6 espèces en 3 genres dont le genre australien *Pararchaea*). Un genre de l'extrême Sud de l'Amérique du Sud appartiendrait peut être à la même famille mais diffère profondément des *Archaea*.

Source : MNHN, Paris

Il faut enfin reppeler l'existence des *Chiasognathinae*, Lucanides actuellement néotropicaux, mais avec des perents australiens et sudafricains connus, eux aussi, per une espèce de l'ambre de la Beltique.

E. — *Essai d'interprétation des répartitions de type austral.*

Nous venons de pesser en revue les éléments à répartition typiquement australe. Il apparaît aussitôt que ces éléments sont relativement fort peu nombreux. Ils sont en particulier infiniment moins nombreux que ne le sont les élémente proprement éthiopiens.

Il n'y aurait là rien que d'assez normal puisque, d'une pert les apports accidentels qui ont suivi l'isolement mésozoïque définitif de Madagascar, ont été normalement surtout d'origina éthiopienne du fait de la proximité dans l'espace. D'autre part, seule l'Afrique méridionale et à un moindre degré l'Inde, auraient été en contact direct avec Madagascar. Si le faune gondwanienne n'était pas homogène — et pourquoi l'aurait-elle été de feçon absolue alors que le peuplement actuel des zones ex-gondwanienne ne l'est pas — Madagascar a dû recevoir plus d'éléments d'origine sudafricaine que des autres perties de la Gondwenie et c'est ce que R. Jeannel essaye d'expliquer avec la création d'une Sudamadie.

Mais la critique va beaucoup plus loin. Nous savons que l'introduction de nouveaux éléments faunistiques dans une faune de type continental se heurte à de sérieuses difficultés. Les exemples de l'Amérique du Sud, avec les mouvements de l'isthme penaméen, et de l'Australie, avec les jeux verticaux de la plate-forme des îles de la Sonde, montrent assez qu'une faune, même ancienne, résiste à des introductions d'origine étrangère. Nous savons que, passé le Campanien, les liaisons de Madagascar avec l'Afrique ont été précaires au point de ne permettre le passage que de très rares Mammifères, sans doute à de longs intervalles de temps.

On peut citer les *Nesomyinae*, les *Viverridae* (sauf *Viverricula* d'apport récent), les Insectivores peut-être dès le Miocène [1] peut-être même plus tôt ; les Lémuriens vers l'Eocène ou l'Oligocène (époque où les *Adapidae* vivaient en Europe, en Patagonie et au Wyoming et les *Daubentoniidae* en Europe et en Amérique du Nord. L'Hippopotame de Lemerle et le Crocodile nilotique probablement au Pléistocène. Le *Potamochoerus* sans doute avec les premiers navigateurs africains ou au Pléistocène. Des groupes entiers qui auraient pourtant trouvé des milieux hospitaliers : Ongulés, Insectivores, Rongeurs, Canidés, Félidés, etc., comme les Bufonidés parmi les Batraciens, et tant d'autres parmi les Reptiles, n'ont pas réussi à s'établir et à se maintenir.

Qu'observons nous en fait ?

Que les éléments dits australx, apparaissent sporadiquement ici ou là. Qu'ils peuvent parfois, par le jeu d'une spéciation active, faire illusion sur leur importance (*Archaea*, *Triaenonychinae*, *Edwardsininae*, Plécoptères) ; mais que celle-ci, comparée à le faune du milieu occupé ou à l'ensemble du groupe malgache considéré, est toujours négligeable.

D'un immense intérêt zoologique, certes, ces éléments à affinités gondwaniennes, qui devraient merquer de leur cachet la faune malgache, occuper de façon dominante au moins certains milieux, ne représentent que des exceptions, que des spécimens de musée. Ils ne donnent aucunement son caractère à la faune, contrairement à ce qui est le cas en Australie, en Nouvelle Zélande ou même au Chili ; ils ne la marquent même pas autent qu'ils ne le font en Amérique tropicale. Dans aucun milieu, même dans les stations typiquement favorables à la survie d'espèces relictes : boutes montagnes, grottes, sol, zones désertiques, nous ne trouvons aucun peuplement nettement influencé par des élémente gondwaniens. Lorsque nous croyons constater une telle influence, les formes considérées comme telles ont, actuellement, une large distribution tropicele et rien ne permet d'affirmer qu'elles sont réellement gondwaniennes.

1. La découverte en 1957 d'un *Geogale (G. aletria)* dans le Miocène inférieur du Kenya et le fait que cette espèce soit progressive par rapport à l'espèce malgache *G. aurita* nous donne une date possible d'arrivée. Le groupe est connu de l'Éocène et du Miocène des États-Unis et du Néogène inférieur de Patagonie. De même l'existence dans l'Aquitanien français d'une forme ancestrale du Cryptoproote malgache, et d'un *Aelurictis* connu du Pléistocène malgache, fournissent un indice, très ténu, il est vrai.

Source : MNHN, Paris

Ce qui vaut pour les divers milieux vaut, de la même manière, pour les divers groupes. Les éléments austraux apparaissent toujours comme des éléments isolés, accidentels, au milieu d'un ensemble plus largement pantropical, ou à répartition bipolaire.

Ainsi, les *Parastacidae* sont accompagnés de Crabes d'eau douce, d'*Atyidae* et de *Palaemonidae* mais pas de *Phreatoicidae*. Ainsi parmi les Scarabaeoidea, les *Belohininae* évoquent des formes primitives sudaméricaines, mais dans la même région, la super-famille renferme des éléments à affinités strictement sudafricaines *(Neomnematium)*, et des éléments propres aux zones sèches de l'Ancien et du Nouveau Monde mais absents d'Australie. Parmi les découvertes récentes dans ce groupe, citons (R. Petrovitz *in litt.* 11 nov. 1971) la capture dans la zone subdésertique malgache d'une espèce nouvelle et très spéciale de *Glaresis*. Il s'agit là d'un genre érémique connu d'Amérique méridionale et du Sud des U.S.A., d'Afrique du Sud-Ouest, de la zone désertique saharo-sindique.

Les deux seules exceptions pouvant nous retenir tiennent aux Plécoptères et aux *Triaenonychinae*. Mais nous avons signalé que les seconds présentaient une distribution bipolaire, ce qui leur enlève toute valeur démonstrative. Par contre, l'apparition d'un Tipulide isolé, ou d'un Jasside parmi des centaines d'autres, de 2 ou 3 Curculionides parmi des milliers, ne parviennent pas à donner à cette faune un caractère gondwanien.

N'est-il pas paradoxal de constater que des groupes d'origine éthiopienne, mais sans caractère austral, parvenus à Madagascar par voie accidentelle, y ont fait preuve d'une très active diversification donnant naissance à des dizaines de genres, à des dizaines, voire des centaines d'espèces, ont donc trouvé un milieu très largement déséquilibré, offraut aux nouveaux arrivants des niches écologiques inhabitées. Or, les éléments de la faune qui devaient, au Mésozoïque, constituer une faune équilibrée et qui occupaient tous les milieux naturels puisque leurs « survivants » se trouvent en altitude ou en plaine, en eaux stagnantes ou courantes, en pluvisilva comme en forêt claire et dans le bush subaride, n'ont montré qu'une différenciation négligeable.

Les seuls groupes à tendance australe à avoir montré une intense spéciation, les *Canthonina*, fournissent un excellent exemple en la matière. En Amérique tropicale et du Sud, ils connaissent un véritable foisonnement de genres et d'espèces, mais il convient de remarquer que comme les *Phanaeina* et les *Pinotina*, ils sont à peine représentés au Chili. Leur répartition s'étend largement sur l'Amérique du Nord.

En Australie, tandis que les *Coptodactylina* remplacent les *Pinotina*, les *Canthonina* constituent un élément, à la fois diversifié par le nombre des espèces et présentant d'étonnantes adaptations morphologiques. L'importance quantitative reste néanmoins assez faible.

En Afrique, la sous-tribu est à peine représentée par quelques espèces d'Afrique Orientale, appartenant à des genres ou des groupes orientaux.

En Insulinde et en Inde, elle est représentée par un petit nombre de genres peu diversifiés.

A Madagascar, la sous-tribu connaît une expansion qui n'est comparable quantitativement qu'à celle constatée en Amérique tropicale. Si certaines des formes malgaches se rattachent à des types afro-orientaux, d'autres sont endémiques et hautement spécialisées. Mais cette expansion s'accompagne d'une diversification qui reste très inférieure à celle qui est constatée en Australie ; elle s'exerce à un niveau nettement plus élémentaire.

L'analyse de la signification des répartitions constatées au regard des hypothèses mobilistes suppose que soient évoqués trois problèmes particuliers :

1. *Importance comparée des affinités africaines et orientales pour la faune malgache.*

Il est très difficile d'établir une comparaison quantitativement significative entre les éléments faunistiques malgaches d'origine mésozoïque d'affinités orientales et ceux d'affinités éthiopiennes. Très difficile parce que cela suppose la connaissance précise de l'origine mésozoïque des groupes considérés d'une part ; parce que d'autre part, cela oblige à distinguer entre groupes actuellement éthiopiens ou orientaux mais qui ont occupé l'ensemble de l'espace indo-africain à un moment de leur histoire, et groupes réellement liés à l'une ou l'autre des deux régions comparées. Or l'information paléontologique est très incomplète. Aussi, malgré tous nos efforts, l'analyse ci-dessous reste-t-elle à la fois très subjective et très approximative.



Source : MNHN, Paris

Nous ne passerons en revue ici que quelques uns des groupes zoologiques, les seuls pour lesquels l'étude relativement récente des faunes voisines et l'étude de la faune malgache, permettent d'orienter les choix.

Parmi les Myriapodes, les Chilopodes, les Pénicillates montrent des affinités éthiopiennes bien plus nettes que les affinités orientales.

Il en va de même pour les Isopodes terrestres, pour les Opilions, les Aranéides, les Scorpions, les Uropyges, les Amblypygres.

Parmi les Insectes, les affinités orientales sont marquées chez les *Phasmidae* et les Orthoptéroïdes mais, même dans ces groupes, les affinités éthiopiennes restent plus nombreuses que les affinités orientales.

Parmi les Coléoptères, les affinités orientales sont exceptionelles. Elles ne se rencontrent que de façon ponctuelle, surtout chez les Eleterides et les Carabiques. Elles paraissent un peu plus marquées chez les Psélaphides et les Scydménides, mais les recherches récentes en Afrique ont multiplié, dans ces groupes, les découvertes de formes considérées jusqu'ici comme à affinités orientales. Les déplacements de la zone de grande forêt équatoriale sur le continent africain au cours du tertiaire, opposée à l'apparente permanence de la même formation sur l'Insulinde, peut expliquer la réduction de l'importance relative de l'élément dit oriental en Afrique, cet élément étant largement localisé à la pluvisilva. Le fort développement de cette formation à Madegascar favorise l'existence de formes relevant de cette écologie sur la Grande Ile.

D'autre part, et nous l'avons indiqué plus haut, le caractère particulier de beaucoup de répartitions dites lémuriennes qui couvrent les Mascareignes, interdit d'y voir des éléments initialement indo-malgaches. La présence sur les Mascareignes montre en effet l'aptitude à d'amples transports s'inscrivant depuis le Pliocène et ne permet pas de parler de distribution mésozoïque.

Seuls les Batraciens semblent présenter des affinités résolument orientales à Madagascar. Mais le renouvellement de la faune éthiopienne à partir de lignées récentes (Bufonidés, etc.) moins marqué pour la faune orientale, limite la portée de ces affinités. On peut noter que les *Dyscophinae* sont ainsi indo-malgaches, comme l'est l'important genre *Rhacophorus*. Les affinités éthiopiennes restent cependant dominantes avec deux genres de Rhacophorides.

Darlington a déjà insisté à la fois sur la valeur et les limites d'utilisation de la répartition des Batraciens. Les *Brevicipitidae* nous en donnent un bon exemple. Des deux sous-familles malgaches, l'une, *Cophylinae* avec 8 genres et 21 espèces, montre une spéciation explosive ; l'autre, *Dyscophinae* se retrouve en Insulinde et en Chine Méridionale. Mais les *Melanobatrachinae* de la même famille sont localisés dans les montagnes du Tanganyika et dans celles des états méridionaux du Travancore et de Cochin aux Indes. L'absence de *Melanobatrachinae* à Madegascar, qui a reçu de très ancien *Brevicipitidae* cependant, semble exclure une communication directe entre Inde, Madagascar et Afrique.

Finalement, rien ne permet, dans la faune, de considérer comme plausible le maintien de liaisons indo-malgaches, après la rupture des liaisons afro-malgaches. Tout, au contraire, semble s'y opposer.

### 2. *Les lacunes « gondwaniennes » de la faune malgache.*

Les rares documents, en grande partie encore inédits, sur l'entomofaune permienne malgache permettent tout au plus de reconnaître l'existence à cette époque de formes géantes sans parenté évidente avec les formes permiennes de l'hémisphère nord. L'absence de documents exploitables au cours du Secondaire ne nous apporte aucune information.

Bien que la faune malgache actuelle soit, malgré tout, encore imparfaitement connue, il semble bien que les groupes les plus typiquement gondweniens : Péripates, Phréstoïcides soient absents de Madagascar comme le sont les Lucenides Chiasognathines, les *Bolboceras*, les *Hepialidae* et tant d'autres.

Tout aussi remarquable est l'absence de Batreciens *Pipidae* connus d'Afrique et d'Amérique du Sud, celle des Dipneustes parmi les Poissons d'eau douce. Cette dernière absence est d'autant plus remarquable que l'ordre remonte au Dévonien moyen, est connu en Australie depuis le Crétacé supérieur, en Afrique et en Amérique du Sud de l'Oligocène et du Miocène.

Nous avons (1961) présenté la répartition gondwanienne discontinue de nombreuses formes.

Source : MNHN, Paris

On voudrait insister ici sur le fait que les lacunes malgaches de la faune gondwanienne sont d'autant plus remarquables :

— que la faune malgache est conservatrice ;

— que l'isolement malgache très ancien l'a maintenue relativement à l'abri d'invasions de formes progressives ;

— que l'extrême variété des habitats existants et le caractère relativement limité des fluctuations climatiques offraient un choix de stations et de niches écologiques suffisants pour la survie de tous les groupes.

Il est donc très tentant de penser que les lacunes signalées marquent l'absence de communications directes entre les terres dites gondwaniennes et Madagascar depuis la mise en place des groupes considérés.

3. — *Le problème des liaisons entre Madagascar et les Seychelles.*

La plupart des hypothèses mobilistes rattachent les Seychelles à Madagascar et considèrent que l'isolement des Seychelles a suivi, et non précédé, la séparation d'avec l'Afrique et l'Inde. La faune très réduite des Seychelles en rend l'analyse malaisée.

Ce sont sans doute les Batraciens, malgré leur faible développement, qui nous donnent les meilleurs indices. En effet, les Seychelles abritent 6 espèces d'*Hypogeophis* représentant les *Caeciliidae*, famille absente à Madagascar mais bien représentée tant en Afrique (sauf en Afrique Centrale) qu'en Asie tropicale. Il y vit également une sous-famille des *Sooglossinae*, endémique, appartenant à la famille des *Pelobatidae*, holarctique (peu répandue en Asie, absente de l'Inde, et orientale, mais absente de Madagascar et d'Afrique). Les plus anciens fossiles de *Pelobatinae* sont connus de Mongolie et d'Amérique du Nord à l'Oligocène.

Les groupes proprement malgaches manquent aux Seychelles au point qu'aucun des genres d'Insectes endémiques de Madagascar ne se retrouve, semble-t-il, aux Seychelles. Les endémiques seychellois n'ont aucune affinité avec les formes malgaches. Cela suffirait à établir une séparation totale, ou du moins extrêmement ancienne entre les Seychelles et Madagascar et semble exclure que les deux territoires aient formé un ensemble avec l'Afrique et l'Inde au Mésozoïque.

## IV. — CONCLUSION

De ce qui précède, il est fort malaisé de dégager des conclusions assurées de rencontrer un accord unanime.

Deux éléments viennent en effet limiter la portée des observations faites :

*a*) tout d'abord la différence d'échelle entre les deux phénomènes que l'on veut rapprocher : les mouvements à grande échelle des masses continentales, d'une part, les particularités du peuplement animal de la Terre de l'autre. Si une hypothèse fondamentale de la Zoogéographie classique est que le peuplement animal actuel nous permet de retracer les frontières anciennes des mers et des masses continentales, si des zoologistes ou des botanistes comme R. Jeannel ou Croizat, ont exploité cette hypothèse jusqu'à ses plus extrêmes limites, des géologues comme Furon et des zoologistes comme J. Millot, ont montré combien la méthode était dangereuse et combien elle ignorait délibérément les vicissitudes complexes et souvent mal connues, et même inconnaissables, tant de l'écorce terrestre que de la vie des lignées animales.

Le souci d'appliquer le principe d'économie, dont il n'est pas certain pour autant qu'il soit toujours absolu, quoiqu'on puisse déduire de l'approche philosophique de J. Monod, nous impose de conserver sans cesse présent à l'esprit cette distance d'échelle entre les deux phénomènes rapprochés.

Rien, dans ce domaine, n'est plus grave que le raisonnement circulaire :
Tel groupe A a telle répartition qui s'explique, au mieux, par telle hypothèse paléogéographique. Cette hypothèse paléogéographique rend bien compte de la répartition du groupe B. La répartition du groupe B prouve donc que la répartition du groupe A a bien été déterminée par l'interprétation

Source : MNHN, Paris

paléogéographique retenue au départ comme explication possible de cette répartition. Donc l'hypothèse est une certitude.

*b*) l'absence de toute certitude théorique à la base des systèmes explicatifs. Les récentes et multiples variations des géophysiciens sur le thème fondamental de la dérive montrent assez que l'on est là dans le domaine des hypothèses enrichissantes, mais que toute certitude est exclue.

L'enrichissement apporté aux recherches zoologiques par la thèse mobiliste est indiscutable, ne serait-ce que par l'élan donné aux recherches dans les zones tropicales et australes (citons parmi ces efforts collectifs ceux de Gressitt et de ses collaborateurs dans le Pacifique, ceux de Delamare Deboutteville et Rappoport en Amérique Australe, ceux de J. Millot et de ses collaborateurs dans la région malgache) et par le renouveau des études taxonomiques entomologiques auxquelles s'attachent les noms de R. Jeannel et de Brundin.

Cet enrichissement montre la fécondité de la thèse, même si elle n'établit pas sa validité.

Un bon exemple de l'incertitude théorique dans laquelle nous nous trouvons, nous est donné par l'analyse du peuplement des îles.

La théorie classique oppose :

— les îles continentales, fragments détachés d'une masse continentale importante et possédant au départ une faune équilibrée riche et variée. Le jeu de la dérive génétique et de l'isolement a abouti à donner à ces îles une faune très diversifiée, dans laquelle subsistent des reliques archaïques disparues des terres d'origine.

— les îles océaniques, isolées depuis leur apparition, recevant leur faune à la suite d'introductions accidentelles et offrant des types de peuplement pauvre, déséquilibré et peu varié, dans lequel les éléments archaïques n'apparaissent pas.

L. Brundin défend encore cette conception en critiquant la théorie du fondateur et en affirmant que le rôle majeur dans la formation des espèces est joué par la rupture d'une aire géographique continue et non par l'introduction accidentelle dans un nouveau milieu.

Il nous semble que l'étude des divers domaines insulaires amène à des vues très différentes. Et tout d'abord, des îles océaniques (n'ayant jamais été liées à des masses continentales) telles les Canaries Occidentales ou les Mascareignes ont, de fait, une faune riche, variée et comportant des éléments archaïques indiscutables. Que cette faune soit, ou non, équilibrée, est difficile à dire car la notion d'équilibre suppose une étude approfondie des écosystèmes.

Mais surtout, l'évolution du peuplement, selon qu'il se trouve sur une île continentale ou sur une île océanique est profondément différente des schémas généralement proposés.

Dans une île continentale, l'échantillon de faune isolé présente au départ variété et richesse. Mais le nombre plus limité de milieux disponibles, l'impossibilité d'un renouvellement appréciable du stock génétique ou d'une réponse à des variations climatiques par des déplacements fauniques de grande amplitude, soumettent cet échantillon à une pression de sélection naturelle supérieure à celle d'un milieu continental de même étendue. Et la faune connaîtra un appauvrissement progressif et continu (bien que marqué parfois de crises brutales) ne laissant subsister que les formes les mieux adaptées à chaque milieu.

Dans une île océanique, le peuplement part d'une place vide qui reçoit un nombre limité d'introductions accidentelles. La faune se développant au départ avec une pression de sélection faible, l'île voit apparaître, et se conserver temporairement, un très grand nombre de mutations nouvelles qui, dans les faunes continentales, sont rapidement submergées lorsqu'elles ne sont pas éliminées par la sélection naturelle (c'est le cas de l'aptérisme insulaire p.e.). Ces mutations s'accompagnent d'une occupation de milieux inattendus qui, à son tour, autorise la survie de formes inadaptées au milieu initial. Cette occupation de niches vides offre à la dérive génétique la possibilité d'exploiter des isolats inattendus et favorise la spéciation.

D'autre part, la survie d'éléments introduits accidentellement peut favoriser des lignées éteintes dans les zones continentales et l'apparition de reliques archaïques. Par la suite, les divers milieux étant occupés, la sélection naturelle se renforce et élimine progressivement la plus grand nombre de formes apparues, ne laissant subsister — seuls survivants isolés et spécialisés d'un peuplement beaucoup plus homogène — que les formes les mieux adaptées à chaque milieu. Rien n'empêche donc qu'à plu-

Source : MNHN, Paris

sieurs phases de l'évolution historique, la composition de faunes insulaires d'origines opposées ne passe par les mêmes stades d'évolution. Rien ne permettra alors de fixer avec certitude l'origine de ces faunes, sauf des études de détail portant sur l'évolution de lignées particulières et sur leur comportement, ainsi que sur les écosystèmes eux-mêmes et sur la composition taxonomique de leurs faunes particulières.

## BIBLIOGRAPHIE


Basilewsky (P.), 1971. — Description d'un Bembidiine endogé nouveau de l'île de la Réunion. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 83, pp. 127-131.

Battistini (R.), 1964. — Étude géomorphologique de l'Extrême Sud de Madagascar, I. Paris, Cujas éd., 636 p., 180 fig.

Battistini (R.), 1970. — État des connaissances sur la géomorphologie de l'île Maurice. *Rev. Géogr. Madagascar*, 17, pp. 63-77, Cartes, bibl.

Besairie (H.) & Collignon (M.), 1960. — Lexique stratigraphique international, IV, Afrique, 2, 190 p.

Blanc (Ch. P.), 1971. — Les reptiles de Madagascar et des îles voisines. *Ann. Univ. Madagascar*, 8, pp. 95-178, figs.

Brock (A.), 1968. — Drifting and rifting : a comment on the tertiary rotation of Africa. *Nature*, Londres, 219, pp. 599-600.

Brundin (L.), 1966. — Transantaretic relationships and their significance as evidenced by Chironomid midges. *Kungl. Sv. Vetenskap. Handl.*, Fjärde series, 11, pp. 1-472, 30 pl., figs.

Conoé (B.) & Jacquemin (M.), 1962. — Diplopodes Pénicillates de Madagascar et des Mascareignes. *Rev. fr. Ent.*, 29, pp. 254-286, 12 fig.

Darlington (P. J.), 1957. — Zoogeography. N. Y. Wiley & Sons. 675 p., 80 fig.

Darlington (P. J.), 1964. — Drifting continents and late paleozoic geography. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 52, pp. 1084-1091, figs.

Darlington (P. J.), 1965. — Biogeography of the Southern End of the world. Harvard Univ. Press, 236 p., 38 fig.

Fourmarier (P.), 1967. — Le problème de la dérive des continents. *Ac. R. Sc. Belgique, Cl. Sc. Mém.*, 17, 2, pp. 1-318, 47 fig.

Gilbert Smith (A.) & Hallam (A.), 1970. — The fit of southern continents. *Nature*, Londres, 225, p. 139.

Girdler (R. W.), 1968. — Drifting and rifting of Africa. *Nature*, Londres, 219, p. 600.

Hedqvist (K. J.), 1967. — Notes on Megalyridae Hym. Ichneumonoidea and description of new species from Madagascar. *Ann. Soc. ent. France*, (n. s.) 3, pp. 239-246, figs.

Jeannel (R.), 1942. — La genèse des faunes terrestres. P.U.F. Paris, 514 p., 8 pl.

Jeannel (R.), 1957. — Révision des Bembidiides endogés d'Afrique et de Madagascar. *Ann. Mus. R. Congo Belge*, Tervuren, in 8, Sc. Zool., 52, pp. 1-68.

Jeannel (R.), 1963. — Monographie des Anillini (Bembidiides endogés). *Mém. Mus. nat. Hist. nat.* Paris, n.s., Zool., 28, pp. 33-204.

Jeannel (R.), 1965. — Biogéographie des terres australes de l'Océan Indien. *Rev. fr. Ent.*, 31, pp. 319-417, figs.

Lawrence (R. F.), 1959. — Faune de Madagascar, IX, Opilions, 121 p., 35 fig., Tananarive.

Lawrence (R. F.), 1960. — Faune de Madagascar, XII, Chilopodes, 123 p., 35 fig., Tananarive.

Legendre (R.) & Cassagne-Mejean (F.), 1968. — Le problème de l'existence du continent gondwanien vu par les zoologistes (certitudes et incertitudes). *Ann. Soc. hortic. hist. nat. Hérault*, 46 p., bibl.

Leston (D.), 1957. — Spread potential and the colonization of islands. *Syst. Zool.*, 6, pp. 41-46.

Mac Arthur (R.) & Wilson (E. O.), 1967. — The theory of island biogeography. Princeton Univ. Pres, 203 p., 60 fig.

Mc Elhinny (M. W.), 1970. — Formation of the Indian Ocean. *Nature*, Londres, 228 pp. 977-979, figs.


Source : MNHN, Paris

Millot (J.), 1948. — Revue générale des Arachnides malgaches. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, A I, pp. 137-155.

Millot (J.), 1953. — La faune malgache et le mythe gondwanien. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, A VIII, pp. 1-36.

Millot (J.), 1953. — Le continent de Gondwana et les méthodes de raisonnement de la Biogéographie classique. *Ann. Sc. Nat., Zool.* (2ª) 15, pp. 185-219.

Millot (J.), 1957. — La Zoologie et le mythe gondwanien. *C. R. 3è Congrès PIOSA*, Tananarive, B, pp. 27-31.

Paulian (R.), 1956. — Coleoptera Lamellicornia Scarabaeidae Scarabaeini et Aphodiini de Madagascar. *Bull. Acad. Malg.*, 18, pp. 121-144, 2 pl.

Paulian (R.), 1957. — Les éléments australs dans le peuplement entomologique de Madagascar. *C. R. 3è Congrès PIOSA*, Tananarive, B, pp. 51-57.

Paulian (R.), 1961. — La Zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Tananarive, 485 p., 22 pl., figs., cartes.

Paulian (R.), 1965. — Découverte d'une faune entomologique permienne à Madagascar. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 260, pp. 4028-4030, figs.

Rothe (P.) & Schmuncke (H. U.), 1968. — Contrasting origins of the Eastern and Western Islands of the Canarian Archipelago. *Nature*, Londres, 218, pp. 1152-1153.

Strong & Flowan, 1969. — *Earth Planet Sci. Lett.*, 7, p. 47.

Zherichin (V.V.), 1971. — The zoogeographical relationships of baltic amber Rhynchophora (excluding Scolytidae). *Proc. XIII th Intern. Congr. Entom. Moscou*, I, pp. 322-323.

Source : MNHN, Paris

## DISCUSSION

*Intervention du Professeur R. Hoffstetter.*

Je félicite M. Paulian pour l'objectivité et la prudence de son exposé. Le problème de l'ouverture de l'Océan Indien est complexe et n'a pas encore reçu l'accord des spécialistes, malgré de nombreux travaux dont œux de McElhinny, McKenzie, et Sclater. De grosses divergences subsistent entre les cartes paléogéographiques proposées par les géophysiciens et les indications paléontologiques concernant les faunes terrestres. Et Madagascar, tout particulièrement, pose une série d'énigmes. L'absence totale de Thériaspides (Reptiles mammaliens) dans son Permo-Trias n'est guère compatible avec l'étroite inclusion de Madagascar dans un supercontinent gondwanien encore indivis (voir cartes de Dietz & Holden 1970 et, dans ce colloque, la fig. 5 de la communication de Colbert). L'histoire de la faune actuelle est difficilement compréhensible, les ascendants de celle-ci n'étant pratiquement pas connus avant le Pléistocène. On connaît les problèmes posés par les Iguanidés et les « Boïnés », dont les répartitions géographiques, bien que presque identiques, ne peuvent cependant relever d'une même explication (en effet, si les Iguanidés apparaissent primitifs par rapport aux Agamidés, au contraire les « Boïnés » sont évidemment dérivés de Pythoninés). La localisation des Bolyérinés aux Mascareignes est particulièrement étrange si, comme le précise M. Paulian, ces îles sont de formation récente. Parmi les Insectivores, les Zalambdodontes de Madagascar, d'Afrique et des Antilles ont donné lieu à bien des hypothèses interprétatives (voir McDowell, Van Valen et Thenius, parmi les travaux récents) : le débat ne pourra être repris avec fruits qu'après la découverte de fossiles permettant de savoir, dans les divers cas, si la zalambdodontie est un état primitif ou une simplification secondaire. Le Cryptoprocte restera lui aussi objet de discussion tant qu'on ne connaîtra pas ses ancêtres. Enfin, nous ne savons pas encore quand, d'où, et à quel « grade » sont arrivés les Lémuriens malgaches, dont on connaît de proches parents (Adapidés incl. Notharctinés) dans l'Eocène de la Laurasie, tandis que l'Afrique (depuis le Miocène) n'a encore livré que des Lorisidés (également présents dans la faune sud-asiatique actuelle) dont la structure otique particulière indique une séparation très ancienne à partir du tronc commun des Lémuriformes.

Source : MNHN, Paris

# PLATE TECTONICS AND PROBLEMS OF ANGIOSPERM HISTORY

Daniel I. Axelrod

Department of Botany, University of California, Davis, Calif.

**Summary.** — This review of current ideas regarding the influence of plate tectonics on angiosperm history leads to the following conclusions.

1. The primary angiosperm distribution patterns (tropical; tropical and extratropical; tropical and boreal; tropical and austral), were established by the Cretaceous when 3 major land areas, Laurasia, West Gondwana and East Gondwana were in proximity. Subsequent changes in distribution and evolution reflect the breakup of these lands by oceanfloor spreading.

2. Present discontinuous patterns across the tropics resulted from the isolation of taxa by ocean-floor spreading, and the elimination of some in local regions (e.g. *Nypa* in America).

Discontinuities between the Fuegan and Tasman regions developed after Eocene time as Antarctica was rafted into polar latitudes, and as increasing cold and winter darkness eliminated taxa there that earlier had linked all austral temperate lands.

The temperate forests of Holarctica were isolated by spreading cold and drought during Neogene time, brought on in large measure by the northward movement of land masses, continental rotation and closing the arctic basin, and elevation of major cordilleras.

Links between the sclerophyllous vegetation of California and the Mediterranean region via the southwestern United States, northern Mexico, the Appalachians, Canary Islands, and islands now subsea, are Paleogene chiefly, but some may be late Cretaceous.

3. Diverse factors account for changes in diversity of the surviving relict forests of the widespread Tertiary Geofloras. The New Zealand rainforest is richer than that of Chile because the former was rafted to a mild equable climate, was enriched by immigrants from the north via volcanic archipelagos and now-sunken sialic lands (Lord Howe Rise, Norfolk Ridge, etc.), and was removed from the cold and drought that restricted the area of the Chilean forest, eliminated many taxa there, and prevented its further enrichment from the north.

The endemic flora of the Australian dry region is much richer than that of India even though the latter was isolated longer. Australia was isolated following the Eocene and received few immigrants as it entered the dry tropics. By contrast, India was well forested into the Miocene when it joined the Asian plate. Aridity then increased, equability was lowered, and its western half was invaded by a semiarid to arid flora that had already evolved over southwestern Asia.

Fusion of Asian and Australian plates resulted in increased diversity throughout the region from southeast Asia to Australasia, not only over the lowlands but in temperate montane zones as well, and especially in the east—in New Guinea and bordering regions.

Complex plate motions during the later Cenozoic resulted in volcanism that built a bridge between North and South America for the first time since the pre-Cretaceous. This resulted in increased diversity over Mesoamerica, notably south of Mexico where austral temperate taxa as well as otherwise typically South American tropical families now occur. Relatively few North American temperate alliances appear to have penetrated southward (e.g. *Alnus*, *Quercus*).

During the Cenozoic Laurasia moved north and rotated to close the arctic basin, bringing colder and drier climates to continental areas. The mixed mesophytic forest of central China, shielded by mountains from

Source : MNHN, Paris

outbreaks of cold Siberian air masses, has preserved many Tertiary relicts and is the richest surviving forest of the Arcto-Tertiary Geoflora. The related forest in Japan has few relicts and is less diverse because it was more affected by cold during the Cenozoic. The lower diversity of the Appalachian forests reflects the vicissitudes of nearby glacial climates that eliminated many broadleafed evergreens and deciduous hardwoods that were there in the Tertiary. The deciduous forests of southwestern Eurasia show decreased diversity in response to lowered equability from the Black Sea region (Caucasus ; northern Turkey) to the lower Elbruz Mountains bordering the Caspian.

Plate tectonics provides insight into many problems of biogeography. Equally important, it also clarifies the guiding role that environment has had in evolution by providing a better basis for understanding the physical factors that have affected changes in diversity and controlled episodes of extinction and replacement. Prior to outlining some examples of these relations, as illustrated by angiosperms during Cretaceous and later times, the nature of plate tectonic theory is summarized first.

## PLATE TECTONICS

The earth's crust is composed of a small number of rigid plates that are all moving with respect to one another, some at rates as high as 10 cm per year. Authorities recognize 6 major plates today, and some have also identified several subplates as well ; in Mesozoic time plates were less numerous than at present. Plates are from 50-100 km thick, they include both ocean basins and continents, and they are generally aseismic except at their boundaries where the moving plates jostle one another and result intense earthquake activity and volcanism.

Different types of movement occur at plate boundaries. First, as major rifting commences, lavas well up and solidify. Since this new crust formed by the outpouring basaltic lavas is added to the plate on each side of the rift, they move apart by lateral growth. As a result, continents, older sea floor, and oceanic islands are rafted to new positions. Second, moving plates are thrust back into the mantle along subduction zones at the site of ocean trenches (e.g. Chilean trench, Tonga-Kermadec trench) which usually are marked by island arcs typified by active volcanos (Kurile Is., East Indies). If a moving plate carries a continent to a subduction zone it may meet another continent and be thrust under it (India-Asia), elevating major mountain systems. Third, two plates may slide past one another without major plate modification, with the zone of movement being marked by a major transform fault (Alpine fault, New Zealand).

The sequence may start with the development of a great rupture within a continent, as in the present rift valleys of Africa, or between Africa-South America in the early Cretaceous along a line we now recognize as the mid-Atlantic Ridge. Since new ocean floor is continually formed at the rupture which develops into a mid-ocean rise, it follows that the present ocean floor is not very old; nearly half of it is of Tertiary age. As the lavas well up they come under the influence of the earth's magnetic field which reverses periodically. The solidified lavas retain a record of the magnetism which gives a distinct pattern of magnetic anomalies that can be recorded and identified. Inasmuch as their ages are determinable by both radiometric data and microfossil evidence, movement of the plates can be charted by identifying and mapping the dated anomalies. For older rocks, lavas on the continents are used to determine magnetic polar positions. By plotting the magnetic poles for progressively older rocks, a " wander curve " can be reconstructed that shows approximately the changing latitude of the continents.

The role of plate tectonics in biogeography and evolution is readily understandable. If newly-formed plates move apart, taxa with formerly continuous distributions become disrupted, as when tropical Africa and South America finally separated in the late Cretaceous (Turonian, 85-90 m.y.). Since isolation frequently results in the development of new taxa, formerly connected lands will share related species, genera, tribes or families, depending on the taxon, rate of evolution, and time involved. If continents are rafted across many degrees of latitude, they move into new climatic belts that provide

Source : MNHN, Paris

new opportunities for some, but may result in the extinction of others, as in the case of India moving across the inner tropics and into the northern "horse latitudes" during the Paleogene. When two plates merge, taxa previously separated will intermingle, as when Australia moved north to meet the Asian plate, creating a zone of mixing along the newly-established Wallace's line during the Miocene, and increasing diversity of taxa there. By contrast, if a plate is broken into smaller ones that are rafted to new positions, new taxa may evolve in isolation, and the trend to more equable marine climate may favor the persistence of relicts, as in Australasia during the Tertiary.

Plate tectonics obviously provides a reliable basis for understanding events that have had a major role in biogeography and evolution. It is already clear that hypotheses that have visualized the survival of progressive waves of holarctic groups in the extremities of austral lands; or radiation of most vertebrate groups from the Old World tropics; or an "Assam to Fiji" heartland for the origin of angiosperms, are untenable. As demonstrated earlier by Brundin (1965) in his superb analysis of the evolutionary relations of fresh-water midges (Chironomidae), and discussed recently by Keast (1971) and by Fooden (1972), the history of global biota must be related to the successive stages of plate fragmentation or fusion. Unfortunately, reconstructions of the positions of the continents by earth scientists do not always agree. This is chiefly because the available data in some areas (e.g. Indian Ocean) are still meagre and interpolation is bound to result in disagreement and in some error. Although some widely-accepted reconstructions seem biologically impossible, these problems no doubt will be resolved within a few years as more evidence becomes available.

## CRETACEOUS DISTRIBUTION PATTERNS

Many existing groups radiated during Cretaceous time, when the world was divided effectively into three major segments: Laurasia (Eurasia-North America), West Gondwana (Africa-South America) with direct access to western Eurasia via Africa, and East Gondwana (Australia-Antarctica) with direct access to West Gondwana via Antarctica-South America. A broad corridor did not exist for migration between North and South America during the Cretaceous, but migration to South America was possible via Laurasia-Africa. This Africa-South America (West Gondwana) link was finally severed in the early Turonian, leaving South America isolated from North America until the late Pliocene except for an archipelago that was a strong filter bridge. Migration between Australia-South America via Antarctica was possible into Eocene time. Numerous patterns of distribution correspond to one of the three areas, and to the times they were mutually accessible. These patterns have earlier been termed (Axelrod, 1960, Fig. 2) basically (a) tropical, (b) tropical-subtropical and north temperate, and (c) tropical-subtropical and austral temperate. Many typically northern and southern temperate alliances extend into warm temperate or subtropical regions today, and the record shows that they lived under similar climates during the later Cretaceous and Tertiary as well.

1. Among the alliances that had their primary radiation and diversification in Laurasia are Pinaceae (pine, fir, spruce, larch, hemlock, etc.), Taxodiaceae (redwood, swamp cypress), Cupressaceae, Betulaceae, Corylaceae, Juglandaceae, Fagaceae, Salicaceae, Ranunculaceae, Berberidaceae, Cercidiphyllaceae, Trochodendronaceae, Aceraceae, Elaeganaceae, Nyssaceae, Hippocastanaceae, Staphylaceae, Magnoliaceae, Schizandraceae, Platanaceae, Cynocrambaceae, Calycanthaceae. Many of the woody dicots of these alliance are diciduous. This habit appears to have evolved in Laurasia under drought stress in warm temperate climates by the later Cretaceous, and to have preadapted them to live under the colder climates that developed later (Axelrod, 1966).

2. Some distributions suggest radiation from South America-Africa, notably in basically tropical families like Annonaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Combretaceae, Connaraceae, Ebenaceae, Erythroxylaceae, Dilleniaceae, Flacourtiaceae, Lauraceae, Malpighiaceae, Hippocratiaceae, Meliaceae, Marantaceae, Melastomaceae, Musaceae, Myristicaceae, Olacaceae, Ochnaceae, Opilaceae, Palmae, Sapindaceae, Sterculiaceae, Zingiberaceae. During late Cretaceous to Paleogene time migration to tropical Asia was possible for plants adapted to subtropical to tropical climates, and they reached eastward into the tropical Pacific wherever volcanic archipelagos were present.

Source : MNHN, Paris

3. Some taxa occur on lands that have been connected with Antarctica, notably Winteraceae, Degneriaceae, Eupomatiaceae, Monimiaceae, Proteaceae, Chloranthaceae, Centrolpediaceae, Casuarinaceae, Epacridaceae, Restionaceae, Stackhousiaceae, Calyceriaceae, Stylidaceae, Pittosporaceae, Cunoniaceae. The strong representation of archaic angiosperms in Australasia seems related to the increased insularity following Eocene time as the east margin of the Australasian plate was fragmented and displaced by oceanfloor spreading and transform faulting (Raven & Axelrod, 1972). Their survival is attributable to an equable marine climate more favorable for their preservation there than elsewhere, rather than to their origin in this region which was in southern temperate latitudes in Eocene time and earlier.

Apart from the basic patterns that distinguish these areas, each region has endemic families, some of which are autochthonous — notably those of the dry regions. However, many of those from moister areas have had wider distributions in the past, as Cercidiphyllaceae across Laurasia in the Tertiary (Brown, 1939), Nypaceae across tropical regions in the Cretaceous and Paleogene (Tralau, 1964) and Podocarpaceae (Couper, 1960) in the southern temperate latitudes, as well as northern.

## ORIGINS OF DISCONTINUOUS DISTRIBUTIONS

*Tropical Links.*

Tropical South America and Africa were united into the early late Cretaceous, for the sedimentary sequences in each area show the encroachment of brackish and then marine sedimentary environments across areas formely continental. Fossil pollen floras in the late Cretaceous deposits of tropical South America and Africa display great similarity, with some 34 of 39 taxa in common, which agrees with the near-identity of the ostracod and fresh-water fish faunas of the same region. Whereas these lands represented a single biogeographic province into the later Cretaceous, they are very different today.

The late Cretaceous (Turonian) and Tertiary separation of Africa and South America by continued ocean-floor spreading largely explains the present day occurrence of similar tropical families in each area (Axelrod, 1970; 1972a). Some of these alliances are preponderantly inner tropical, as Annonaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Cochlospermaceae, Combretaceae, Connaraceae, Dilleniaceae, Hernandiaceae, Hippocrateaceae, Malpighiaceae, Marantaceae, Musaceae, Myristicaceae, Ochnaceae, Pandanaceae, Rhizophoraceae. A number of others that find optimum development and diversity within the tropics, and are represented in temperate regions by only a few small genera, also link these areas, as Acanthaceae, Anacardiaceae, Araceae, Bignoniaceae, Ebenaceae, Elaeocarpaceae, Flacourtiaceae, Gesneriaceae, Icacinaceae, Lauraceae, Leguminosae (Caesalpinoideae), Loganiaceae, Meliaceae, Monimiaceae, Moraceae, Palmeae, Passifloraceae, Rubiaceae, Sapotaceae, Simaroubaceae, Sterculiaceae. Other families link the African-American tropics, notably Canellaceae, Caricaceae, Humiriaceae, Hydnoraceae, Mayacaceae, Rapateaceae, Turneraceae, Velloziaceae, Vochysiaceae. Since all these alliances appear to have always been basically adapted to warm climates, they probably attained their distributions before the later Cretaceous, though stepping stones (volcanic islands, micro-continents like Azores plateau) were still sufficiently close to the retreating coasts into the Paleogene to enable some effective migration between tropical America-Africa.

The present distribution of these pantropic families is not the result of migration around high latitudes. It reflects older connections across the tropics and subtropics prior to the wide separation of land by oceanfloor spreading. This means that many woody angiosperm families were already in existence in the middle Cretaceous (Axelrod, 1970), though most modern genera had not yet appeared. Members of these (and other) pantropic families that link the American African with the Asian tropics extended along the shores of the Tethys during Cretaceous and early Tertiary times. They only reached eastward into the Pacific basin when lands in that area, chiefly volcanic, developed in response to the collision of plates, or to the appearance of volcanos that were built up over " hot spots " in the mantle and then rafted away on the moving Pacific plate.

Source : MNHN, Paris

*Temperate Austral Links.*

Temperate evergreen forests containing *Nothofagus* and its regular associates live today in the Tasman region (southeast Australia-Tasmania, New Zealand), in the temperate montane forests of New Guinea and New Caledonia, and in the Fuegan area (southern Chile, adjacent Argentina). Not only the forests, but related insects, fresh-water fish and midges, frogs, liverworts, earthworms, and other alliances link these regions. In addition, taxa of temperate requirements in southern Africa (e.g. Proteaceae, Cunoniaceas, Podocarpaceae, fresh-water midges, ratite birds) also indicate ancient links with both the Fuegan and Tasman regions.

The Proteaceae, best developed in Australia, have 3 distinct alliances in South Africa (*Dilobeia*; *Brabeium*; 13 of 19 genera of Proteeae). The closer affinity between the South American-Australasian than between the African-Australian proteads suggest a greater age for the latter (Johnson & Briggs, 1963), implying that the family is at least Albian-Cenomanian (110-100 m.y.). Analogous relations are seen in Cunoniaceae, and possibly Restionaceae which has diverse genera in Australia and one very unique assemblage of 10 genera in South Africa. Links are also provided by the families Chloranthaceae, Monimiaceae, Winteraceae. The genera *Hibbertia* (Dilleniaceae), and *Kerudarenia* and *Rulingia* (Sterculiaceae) are disjunct between Madagascar and Australasia, and presumably were earlier present in Africa.

The relations are understandable on the basis of the sequential breakup of Gondwanaland. As now understood, Africa (with India) separated from Antarctica-Australia in the early Cretaceous. Africa was joined to South America into the early Turonian (90 m.y.), providing a direct land connection via South America-Antarctica to Australia-New Zealand at that time. New Zealand separated from Antarctica-Australia in the late Cretaceous (80 m.y.), and Australia moved north from Antarctica in the Eocene (45 m.y.), the last time there was a direct connection between South America-Antarctica.

The relations of India are still uncertain in this scheme. Although many reconstruction (e.g. Dietz & Holden, 1970; Tarling, 1971; McElhinney, 1970; Heirtzler, 1970) show India as an island in the Indian Ocean during the Jurassic and Cretaceous, this does not meet paleontological evidence: India has late Cretaceous sauropod dinosaurs *(Laplatosaurus, Antarctosaurus, Titanosaurus)* that are recorded from other regions, notably Argentina, Europe, Africa and Australia. This suggest a later separation from India than has been proposed, and gives greater credence to a reconstruction such as that suggested by Veevers *et al.* (1971, Fig. 7). On this basis, the African links (proteads, etc.) with Australia may have been in the middle Cretaceous, whereas the closer affinity between the Australesian-Fuegan areas, as shown by the *Nothofagus* forests, may be late Cretaceous-Paleogene chiefly. This is a problem that only future evidence can settle.

Most reconstructions (e.g. Dietz & Holden, 1970; Heirtzler, 1971) place Antarctica in a polar position during Triassic and later times, which also poses a problem. Obviously, the Triassic *Lystrosaurus* fauna (Kitching, *et al.*, 1972) recorded from Lat. 85°S did not thrive under several months darkness and low temperature. There is also the problem of getting Cretaceous dinosaurs to Australia. It is unlikely that they could survive the low winter temperatures below Lat. 63°S, and foraging for food during the long winter night raises an additional problem. Nor is it probable that the Eocene evergreen forest (palm, Proteaceae, *Nothofagus*) reported from McMurdo Sound at Lat. 78°S lived at that high latitude. Antarctica more probably moved to its present position as the Antarctic-Indian Ocean rise was activated and the spreading sea floor rafted it to a polar position following the Eocene, as suggested by Cullen (1970) and also by Veevers *et al.* (1971).

Prior to this time, the Antarcto-Tertiary Geoflora, composed of *Nothofagus* and its associated broad-leafed evergreen dicots and conifers, formed a continuous southern forest, blanketing all the southern lands. Genera now confined to the Fuegan area have been recorded in the Tasman region, and some of the taxa with presently restricted ranges in the Tasman area were distributed much more widely there and across Antarctica into the Fuegan region (Axelrod, 1960, p. 270-273). As the austral land links were broken following the Eocene, forests now commenced to evolve in isolation, and with very different results in each area, as noted below.

Source : MNHN, Paris

*Temperate Boreal Links.*

Migration across Laurasia was direct and essentially uninterrupted during the Cretaceous. The late Cretaceous (Santonian-Campanian) sea that bisected central North America, and the late Cretaceous to Eocene (Maestrichtien-Lutetian) sea that ranged northward through the Uralian region did notgr eatly influence forest distribution. Later Cretaceous forests were generally similar across the north, but show regional climatic differences (Muller, 1970, Fig. 4), a relation maintained during the Tertiary (Axelrod, 1960, p. 269). Easy migration for mammals between eastern America and Eurasia continued into the early Eocene when the corridor was broken as ocean-floor spreading along the mid-Altantic Ridge extended the Atlantic into the arctic basin. However, the forests across the area were generally similar, representing mixed deciduous hardwood forests over the lowlands, and conifer-deciduous hardwood forests in the hills. Similarity continued into the Miocene, as shown by the fossil flora of Iceland that provides many links between western Europe and eastern North America; by the Miocene floras of Alaska that link that area with western Pacific States and the rich lloras of Japan-China ; and by the Miocene floras of eastern Europe-adjacent Russia that link that area with China-Japan.

These forest links across the temperate parts of Laurasia were broken in the Miocene by the spread of progressively drier and colder climates. This was ascribed initially by A. R. Wallace to general continental uplift, mountain building, and withdrawal of seaways from the continents during the Cenzoic. Northward movement of the American plate some 10° to 15° and closing the arctic basin by continental rotation is an additional crucial factor that brought progressively colder and more extreme climates to middle and high latitudes. As the interior regions of Eurasia and North America underwent progressive dessication, forests gradually retreated and patches of prairie in forest-border regions spread gradually to from extensive grasslands and steppes in which there was a great proliferation of new species and genera. As the northern forests retreated to somewhat lower latitudes in response to increased cold, taiga and then tundra plants spread out from earlier localized sites in mountainous areas, and gave rise to scores of new races, subspecies and species.

*Mediterranean Links.*

The sclerophyllous vegetation of California and the Mediterranean region share taxa that indicate ancient, trans-Atlantic connections (Axelrod, 1970, p. 309-310; 1973). Among the alliances in common are *Arbutus, Cercis, Cupressus, Helianthemeum, Laurocerasus, Lavatera, Myrica, Pinus* (" closed-cone pines ") *Quercus, Rhus, Rhamnus.* The allinities between these regions were stronger in the past, because *Clethra, Ilex, Persea, Pistacia, Nectandra* and *Sapindus* were also common to each region during the middle and late Tertiary. Some of these survive in the Mediterranean region today, but disappeared from California during the Pliocene as summer rainfall decreased. However, they are represented in the southwestern United States and in Mexico there they contribute to sclerophyllous vegetation that survives under subhumid to semiarid climates with summer rainfall, conditions like those of the Tertiary under which it thrived.

At the present time these areas are linked by related vegetation in intermediate regions. The laurel forest of the Canary Islands has number of plants that are similar to those that inhabited the nearby mainland during the Miocene (Depape, 1928). Furthermore, a good number of them occur also in the Azores, as *Erica, Hedrea, Ilex, Juniperus, Lavatera, Myrsine, Notolaea, Persea, Prunus, Rhamnus, Rhus,* as well as in the Mediterranean region. Another link is provided by *Pinus pungens* on the dry rocky slopes of the Alleghanies (e.g. North Carolina, alt. 3,500-4000 ft.), which is related to the " closed cone " pines of Mexico, California, and the Mediterranean. And others are seen in the sclerophyllous vegetation (oak woodland. chaparral) of northeastern Mexico that has species related to those in California and the Mediterranean area (*Pistacia, Persea, Myrica, Pinus,* etc.).

Further, distrihutional data summarized by Meusel (1971) and discussed in detail by Meusel and Jager (1971) show that numerous woody plants—many of them sclerophyllous — of the present Mediterranean flora also range discontinuously eastward into the Himalayas. Among these are species of *Berberis, Buxus, Cedrus, Cotinus, Cotoneaster, Daphne, Hedera, Ilex, Juniperus, Nerium, Punica,*

Source : MNHN, Paris

*Quercus* (*ilex* group), *Pinus* (*canariensis-roxburghii*), *Zizyphus* and others. To judge from the fossil record, they appear to be part of an ancient Tethyan-border sclerophyllous flora that stretched more or less continuously across the drier southern latitudes of Eurasia and North America in the late Cretaceous and early Tertiary.

Interpretation of the relations is aided by the realization that the sclerophyllous vegetation in each region is bordered by derivative members of the Arcto-Tertiary Geoflora that ranged widely across the temperate parts of Holarctica during the Tertiary and late Cretaceous. These are represented by related species now in temperate Europe, eastern Asia, western America and eastern North America, including conifers (*Abies, Picea, Pinus*) as well as angiosperms (*Acer, Aesculus, Alnus, Betula, Cercis, Clematis, Cornus, Crataegus, Platanus, Populus, Quercus, Rhamnus, Rosa, Salix, Smilax, Sumac, Viburnum, Vitis*). In California and the Mediterranean — Himalayan region they occur chiefly in the mountains where there is higher rainfall and where temperatures are lower in summer. They usually descend into the lowlands on streambanks in cool, moist sites in areas otherwise characterized by sclerophyllous vegetation. They occur also in the mountains of Mexico where they border the sclerophyllous vegetation as well. Furthermore, in summer rainfall areas today, there are numerous other genera — *Carpinus, Diospyros, Fagus, Gleditsia, Liquidambar, Nyssa, Robinia*, that occurred with the above mentioned alliances during the Tertiary.

In areas of summer rainfall south of the desert regions, as in Mexico, Africa, and India-Pakistan, sclerophyllous vegetation is adjacent to thorn scrub, savanna and evergreen forest. The general similarities between the floras of the rainforest and bordering savanna vegetation of America and Africa have been noted by others (e.g. Engler, 1905; Hutchinson, 1946; Camp, 1947; Boughey, 1957), Aubreville, 1969). There are also links between the evergreen montane rainforests of Africa and America (Boughey, 1965; Miranda, 1959), including *Aralia, Dalbergia, Diospyros, Eugenia, Ficus, Ilex, Myrica, Podocarpus, Rhamnus, Sapindus, Sterculia, Zizyphus* and others. Apart from the genera common to the mesophytic evergreen lowland and montane rainforests and savana that range from the inner to outer tropics, plants adapted to open drier regions also provide links across the tropics. These are in *Acacia, Bursera, Cardiospermum, Celtis, Commiphora, Lycium, Maytenus, Prosopis*, and others (see Engler, 1914).

Additional links are provided by the similarities between the Cretaceous floras of the eastern United States and those of southern Europe (southern France, Spain), as noted by Berry (1916), and more recently by Depape (1959; 1963) and Teixiera (1952). The links between the Cretaceous temperate rainforests of these areas are provided by similar ferns, conifers and angiosperms, notably *Bauhinia, Laurus, Liriodendron, Magnolia, Palmae, Platanus, Myrtaceae, Quercus*, and others. Not only are the genera similar, some species appear to be indistinguishable. The Raritan flora (Hollick, 1895, pl. 21), and possibly the Dakota as well, have leaves very similar to those of *Arbutus canariensis*, which is now restricted to the Canary and Madeira islands. In addition, recent palynological evidence (Wolfe & Pakiser, 1971) indicates that the floras of eastern United States (Atlantic coastal area) and western Europe were rather similar to the Cenomanian, and that the important differences had developed later in the period.

In sum, there are recurring links between tropical rainforest, montane rainforest, savanna, thorn scrub vegetation, as well as the deciduous hardwood and conifer hardwood forests in more temperate climates on opposite sides of the Atlantic today. Since they displayed greater similarities in the past, it seems probable that the ties between the small, now restricted areas of mediterranean climate may have a similar explanation because the links between them were also more numerous in the past than they are today. These must reflect earlier land connections across the Atlantic (Dietz & Holden, 1970; Tarling, 1971; Dietz & Sproll, 1970) that have since been removed by seafloor spreading and by subduction. In the late Cretaceous and early Tertiary the Atlantic basin was shallow, its northern sector was just commencing to open, and was not very wide at middle latitudes. This is where the Canary plate (Dietz & Sproll, 1970), comprising a sialic fragment associated with younger volcanic rocks (composite island, sensu Axelrod, 1960, p. 283), is situated. Migration was no doubt possible into Paleocene or Eocene time because islands were present along the Mid-Atlantic ridge; they have since been transported laterally to subsea positions by spreading on the mid-ocean rise. As for the middle latitudes, migration would have been possible entirely within a region where, theoretically,

Source : MNHN, Paris

warm and dry climate would be present. This agrees with the thick evaporite sequences that are recorded in Florida, the Gulf States and northern Mexico, as well as in southern Europe and north Africa at this time. It seems highly likely that from late Cretaceous into the Paleogene, migration across lower-middle latitudes via subhumid to semiarid corridors was possible for sclerophyllous plants, notably those of oak-laurel forest and oak woodland and sclerophyllous scrub vegetation. In brief, the floras of the present northern mediterranean regions which became adapted to the summer-dry mediterranean climate only since the Tertiary (Axelrod, 1973), include ancient alliances of dry regions that were derived ultimately from laurophyllous forests (see Meusel, 1971, p. 65; Axelrod, 1973) supplemented by newer taxa that have evolved more recently in isolation.

## ISOLATION AND EVOLUTION

*Tropical Forests.*

As a plate is sundered and its parts are rafted away, new taxa commence to evolve in isolation. In time, new species and then genera appear that form members of a well-knit tribe or subfamily that may be restricted to one continental area. In many cases, a tribe common to two or more continental regions (e.g. tropical America, Africa) is represented by different genera in each area. For example, Table 1 lists the tribes of 3 typical pantropical families, and the number of genera in each tropical region. The presumption is that many of the genera evolved in isolation, though some had wider occurrences in the past and were restricted to their present areas, as the fossil record clearly shows. The distinctness of these taxa, often at tribal level, indicates that they have been long isolated and the families they represent must have considerable antiquity (late Cretaceous or older). The greater differences between them, as compared with taxa in temperate boreal or austral regions, is also consistent with their greater age, and agrees with current evidence regarding the ages of forest connections in those areas.

TABLE 1. — Distribution of genera of tribes of 3 pantropical families. Numbers in parenthesis indicate genera that occur in two or more regions.

| | *America* | *Africa* | SE. Asia-*Australasia* |
|---|---|---|---|
| MORACEAE | | | |
| Moroideae | | | |
| Fatuocae | 0 | 1 (2) | 2 (2) |
| Moreae | 1 (1) | 2 (1) | 7 (1) |
| Broussonetieae | 2 (1) | 1 (1) | 4 |
| Strebleae | 0 | 1 | 5 |
| Dorstenieae | (1) | 3 (1) | 1 |
| Artocarpoideae | | | |
| Euartocarpea | 8 (1) | 1 (2) | 1 (2) |
| Olmedieae | 9 | 2 (1) | 1 (1) |
| Brosimeae | 2 (2) | 4 (2) | 1 (1) |
| Ficeae | (1) | (1) | 1 (1) |
| Conocephaloideae | 3 | 2 | 3 |
| MALPIGHIACEAE | | | |
| Malpighieae | 17 | 0 | 0 |
| Tricomerieae | 5 | 0 | 0 |
| Gaudichaudieae | 6 | 0 | 0 |
| Hiraeeae | 10 | 8 | 2 |
| Banistericae | 6 (2) | 5 (3) | 1 (1) |

Source : MNHN, Paris

FLACOURTIACEAE

| | | | |
|---|---|---|---|
| Berberidopsidee | 1 | 5 (1) | 2 (1) |
| Oncobeae | 4 (1) | 8 (1) | 0 |
| Scolopieae | 1 | 7 | 2 |
| Pangieae | 1 | 1 | 11 |
| Flacourtieae | 6 (1) | 4 (2) | 5 (3) |
| Casarieae | 13 (1) | 2 (1) | 2 (1) |
| Banareae | 2 | 2 | 0 |
| Homalieae | 1 | 6 | 0 |
| Altzateae | 1 | 0 | 0 |
| Bembicieae | 0 | 2 (Madag) | 0 |

*Temperate Forests.*

Related forests that are widely separated in temperate regions commonly have different, though related species of the same genera. The case of the segregates in the discontinuous forests descended from the Arcto-Tertiary Geoflora is well documented (Li, 1962; Tralau, 1963). The differences between the modern species have arisen since the Miocene in large part, as judged from the Miocene forests of Alaska that have many species similar to those in the Miocene of Japan and the Pacific States; from the Miocene forests of Iceland that provide a link with those in western Europe and the present Appalachian region; and from the Miocene-Pliocene floras of eastern Europe-western Asia that have numerous links with those in eastern Asia. In most cases the differences between related species of pine, spruce, fir, oak, elm, beech, hornbeam, willow, poplar, etc. are minor. Species of the same tribe (or section) of a genus often occurred in all three areas during Oligocene and Miocene, but their present ranges are more restricted.

In the case of the Antarcto-Tertiary Geoflora, with its derivatives now confined chiefly to the Fuegan and Tasman regions, the species of some ancient genera in these regions are so different they could be considered separate genera (e.g. *Eucryphia*). In many instances, species of the austral evergreen forests show greater differences than do those in the discontinuous temperate deciduous hardwood and conifer hardwood forests of Holarctica. This is expectable since the austral connections were broken in the Eocene, as compared with the Miocene and later in the north: divergent evolution has proceeded farther in the south. Future detailed studies of both megafossil and microfossil floras of these presently isolated areas will no doubt illuminate the history of these taxa more fully.

## CHANGES IN DIVERSITY

*New Zealand vs. Chile.*

The temperate mixed evergreen dicot and conifer forests forming the Antarcto-Tertiary Geoflora were similar from New Zealand-Australia to Chile-Argentina *via* Antarctica. Genera now confined to one region had wider distributions in the past. *Nothofagus* occured on Antarctica and Kerguelen; species of the *N. brassii* group, now in New Guinea and New Caledonia, are represented in Australia-Tasmania-New Zealand and Argentina; *Araucaria* is recorded on Antarctica, Kerguelen and New Zealand; *Dacyridium*, now restricted to Tasmania, is known from Chile, Kerguelen, New Zealand and southern Australia; Proteaceae and Palmeae are recorded on Antarctica; and *Microcachrys*, now confined to Tasmania, was on Kerguelen, New Zealand and Australia.

As Godley (1960) noted, the temperate rainforest of New Zealand is much richer in taxa than that of southern Chile at the same latitude. 39 angiosperm families are common to both areas, 7 in Chile are not in New Zealand, and 24 families in New Zealand are not in southern Chile. These include Chloranthaceae, Corynocarpaceae, Icacinaceae, Lauraceae, Meliaceae, Morceae, Myristicaceae, Palmeae, Pandanaceae, Passifloraceae, Piperaceae, Sapindaceae, Tiliaceae, all tropical-subtropical alliances.

Source : MNHN, Paris

Inasmuch as the fossil record shows that the forests were rather similar across the region into Oligo-Miocene time, the differences reflect their subsequent histories. Many alliances persisted in New Zealand because it was rafted to a more equable marine climate and was largely removed from the effects of severe cold or drought. Furthermore it was being enriched by immigrants from the north *via* new archipelagos (Solomons, New Hebrides), and also from the now largely submerged Norfolk Ridge and Lord Howe Rise which were then extensive land areas. Thus it is understandable that there is a rich representation of archaic plants in Australasia today (Raven & Axelrod, 1972), some of which (*Casuarina, Acompyle, Podocarpus* sect. Dacrycarpus) were earlier in Chile-Argentina. By contrast, the Chilean region did not shift in latitude, and the forest could not receive new immigrants. As drought spread down the west coast, the forests retreated southward to moister latitudes. With the late Tertiary uplift of the Andes, drier and colder climate spread over the Argentine plain, confining temperate rainforest that had dominated there into Miocene time to the moist slopes of the Andes. Glacial climate then spread along the Andine axis, and down onto the plains to the east and west, further decimating the remaining forest, and leaving only hardy relicts in the surviving impoverished community.

*Australia vs. India.*

As the Australian plate moved to lower latitudes following Eocene time, it entered the permanent high pressure belt of low precipitation at the south margin of the tropics. The temperate rainforest composed of southern beech, araucarias, podocarps, laurels, and other evergreen dicots that had covered much of the continent was restricted to moist, equable southeast Australia-Tasmania. During this movement, many taxa underwent great restrictions in range, and others must have become extinct. Some that were in the region survive now as relicts on the offshore lands of Australasia (New Caledonia, Fiji, Lord Howe I., Norfolk I.).

Rafting Australia into a new climatic belt provided new opportunities for evolution (Raven & Axelrod, 1972). As it moved into zone of warmer, drier climate, *Acacia, Eucalyptus, Grevillia, Melaleuca, Hakea, Eremophila* and others proliferated into scores of new species adapted to progressively drier, more continental climates. As drought continued to spread over the interior, new opportunities appeared for temperate austral families which evolved a wholly new flora composed of desert and desert-border alliances restricted to the drier parts of Australia. Some of these had earlier evolved sclerophyllous representatives in areas of poor soil or in local arid sites provided by crystalline rock outcrops (Axelrod, 1972b).

By contrast, the origin of the arid flora of India was quite different. India probably separated from Africa, or from one of the sundered lands connected to it (e.g. Madagascar-Seychelles Plateau), during the Cretaceous-Paleocene transition. As noted above, earlier isolation of the subcontinent in the Indian Ocean, as depicted by Dietz and Holden (1970), Jardine & McKenzie (1972) and others, is improbable simply because large late Cretaceous sauropod dinosaurs (*Lapatosaurus, Antarctosaurus, Titanosaurus*) are recorded there (see Keast, 1971), as well as on other continents. Situated near Lat. 30°S in latest Cretaceous time, as judged from paleomagnetic evidence, India then supported southern temperate taxa (araucaria, proteads, casuarina, leptodactylid frogs) that are no longer on the subcontinent. Also present were genera of tropical to subtropical families including Musaceae, Zingiberaceae, Palmaceae, Nypaceae, Cyclanthaceae, Flacourtiaceae, Bombacaceae, Tiliaceae, Elaeocarpaceae, Simaroubaceae, Burseraceae, Meliaceae, Sapindaceae, Leguminosae, Combretaceae, Myrtaceae, Lauraceae, Myricaceae, and others (see Lakhanpal, 1970).

Although India was isolated somewhat longer than Australia, it has relatively few endemics because of its very different history (Axelrod, 1972c). As India commenced to move north during late Cretaceous-Paleocene time it was well blanketed with forest. As it moved across the inner tropical belt a number of the older austral temperate taxa probably were unable to adapt to the torrid thermal regime. Furthermore, they could not escape, because the region was low and mountains of sufficient altitude were not commonly present for their continued existence. Only *Hortonia*, an archaic angiosperm of monimiaceaous affinity that is the only member of its family and endemic to Ceylon,



Source : MNHN, Paris

appears to be an austral angiosperm that survived on the Indian subcontinent. The tropical-subtropical alliances that survived then encountered rapidly expanding aridity as India entered the dry belt on the north margin of the tropics, as the Indian plate was welded to Asia, and as the general global trend to aridity progressed. Spreading aridity eliminated savanna forests in the west (Kutch, Rajasthan), and confined them to the central and eastern parts. The Neogene rainforest of the central region was restricted farther east (Assam-Malaya). Much of western and part of central India was invaded by a flora that had *already* evolved in response to dry climate which had appeared over southwest Asia by Eo-Oligocene time. Thus it is understandable that whereas many of the taxa in the tropical scrub and desert vegetation of India range far to the west (Iran-Arabia-Egypt), those in Australia are confined there because they developed and remained in isolation. It is apparent that the impoverishment of the Indian flora reflects its later history, in which floras of other regions (moist tropical southern Asia; dry southwest Asia) invaded the area as climates were altered and plants responded.

Increased diversity also resulted from the fusion of the Australian and Asian plates during the Miocene. This enabled taxa of austral subtropical regions to mingle with those of subtropical requirements, and those of austral temperate relations to penetrate into the cooler mountain climates (e.g. *Nothofagus*, *Podocarpus*, etc. in the mountains of New Guinea), with a few reaching eastward through the East Indies and adjacent islands to southeast Asia. The high diversity of taxa in this region thus results not wholly from evolution *in situ*, but from the addition of taxa by the rafting of a wholly new flora to lower, warmer latitudes.[1] The fragmentation of the east margin of the Australian plate by seafloor spreading and transform faulting following the Eocene has provided insular refuges for numerous warm temperate to mild temperate relicts in New Caledonia, New Zealand, Fiji and adjacent lands (Raven & Axelrod, 1972).

Increased diversity of the forests over Mesoamerica was also made possible by plate movements. The complex plate history in the region from the northern Andes into Mesoamerica is imperfectly known owing to a lack of geologic mapping and the absence of critical geophysical data. The general picture that emerges in one of complex plate movements in which the Cocos and Caribbean plates have played important roles between the Pacific and American plates. It now appears that gross relative motion of northern South America is counterclockwise with respect to the Pacific, Panama and Caribbean plate (Case, *et al.*, 1971). During the Cretaceous and most of the Tertiary there was a broad sea between North and South America. Island arcs were no doubt present and enabled some plant migration, but a corridor for movement was lacking into the late Tertiary. At this time complex plate movements resulted in the volcanism that built up the connection across Panama, linking North and South America. Numerous South American taxa moved north, reaching well into Mesoamerica. These included taxa from the lowland rainforest and savanna, as well as the paramo (Costa Rica). Relatively few northern temperate forest trees appear to have reached southward into the Andes (e.g. *Alnus*, *Quercus*), though numerous north temperate herbs were by now using the newly elevated volcanic highlands as way stations from northern North America to Fuegia.

*Holarctic Temperate Regions.*

The mixed deciduous hardwood forest that made up the conspicuous part of the Arcto-Tertiary Geoflora was widely distributed across temperate northern latitudes into Miocene time. Its later history reflects the effects of plate tectonics on climate during Neocene time, notably the increased altitude of land areas, the building up of major mountain systems, closing the arctic basin by continental rotation, and the movement of Antarctica to a polar position. These changes brought more extreme climates to areas previously characterized by ample rainfall and mild temperature. As a result, the mixed deciduous forests were eliminated entirely from some areas (western United States, western Mediterranean), or impoverished in others in greater (eastern Mediterranean-Transcaucasia)

1. These relations have been discussed at tedious length by Schuster (1972). Unfortunately, his unfamiliarity with the literature of plate tectonics has tended to leave many otherwise straightforward relations both obscured and confused.

Source : MNHN, Paris

or lesser degree (China, Japan). The important differences in diversity in areas where the derivative forests survive reflect the amount of summer rainfall and the equability of climate.

The richest living mixed deciduous-evergreen forest is in western Hupeh and adjacent Szechuan, a forest with numerous taxa and also one with many relicts of earlier times (e.g. *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Cathaya*, *Keteleeria*, *Cercidiphyllum*, *Euptelea*, *Tetracentron*). Their persistance here reflects the mild winter climate at moderate altitudes ($\pm$ 1.500 m) in a region that is shielded by mountains from the cold, Siberian air masses. In this region of ample summer rainfall frost is rare in winter and snow is virtually unknown : the forest must live under an equability of about *M* 60. Central Japan also has a rich mixed forest in the mountains, but it is not so diverse as that of central China. This is chiefly because the region was affected by the glacial climate, and numerous taxa that were there into the later Pliocene survive now only in central China. Today, equability in Japan is *M* 53-54 in the mildest sites, with ample rainfall through the year. By contrast, the mixed forests of the Appalachians are less diverse than those of Japan or China, evergreens are greatly reduced or absent, and the vegetation has co-dominants. The lower diversity of the forest is a result of the glacial ages because it could not escape by migration southward owing to a dry corridor between the Appalachians and the mountains of Mexico where a forest related to that of the Tertiary now survives. It lives under a mild winter climate with an equability rating of *M* 60-65, as compared with *M* 52-53 for the most equable parts of the mixed forest in the Appalachians today.

The largest relict Arcto-Tertiary forests in western Eurasia are in the Caucasus, the mountains of Turkey-Greece, and on the lower northern slopes of the Elburz Mountains. In these areas summer drought is absent (Causasus), or limited to 1 1/2 to 2 months and followed immediately by heavy rains. During the dry season clouds that build up from the adjacent Black and Caspian seas moderate temperatures in the mountains and reduce evaporation. As equability in these areas decreases, the diversity of the forests is lowered from *M* 55-57 on the lower slopes of the southern Caucasus, to *M* 54-55 in the southern Black Sea area, to *M* 52-54 in the *Parrotia* forest bordering the Caspian.

## PLATE TECTONICS AND PROBLEMS OF ANGIOSPERM HISTORY

### Addendum

More recent evidence (C. McA. Powell and P. J. Conaghan, " Plate tectonics and the Himalayas ", Earth and Planetary Sci. Letters 20 : 1-12, 1973) now indicates that the Himalayas have developed in two stages. The first involves convergence of the north-moving Indian landmass with the Tibetan region during the Late Cretaceous and Paleocene, with collision before the Middle Eocene. The second stage involves formation of a major crustal fracture within the Indian block during late Eocene and Oligocene, and underthrusting of the Indian subcontinent along this fracture from Miocene to Recent. Thus, the present elevated Himalayan chain is not a direct result of continent-continent collision as had earlier been supposed, but of uplift during underthrusting along a deep crustal fracture.

This revision of Indian structural history means more rapid movement of the Indian subcontinent northward during Late Cretaceous to Early Eocene time. This would have resulted in widespread extinction of austral, warm temperate taxa, as well as those of subtropical to tropical requirements, as the Indian land mass moved across the hot inner tropics and then into the dry belt in the Northern Hemisphere. This new evidence clearly lends greater credence to the general conclusions adduced above with respect to the origin of the Indian flora, and especially the factors that account for its impoverishment.

Source : MNHN, Paris

## REFERENCES CITED


Aubreville, A., 1969. — Essais de la distribution et l'histoire des angiospermes tropicales dans le monde. Adansonia, ser. 2, 9 (2) : 198-247.

Axelrod, D. I., 1960. — The evolution of flowering plants. *in* S. Tax (ed.), The Evolution of Life, its origin, history and future. Vol. 1, Evolution After Darwin, pp. 227-305. Univ. Chicago Press.

—— 1966. — Origin of deciduous and evergreen habits in temperate forests. Evolution 20 : 1-15.

—— 1970. — Mesozoic paleogeography and early angiosperm history. Bot. Review 36 : 277-319.

—— 1972a. — Ocean floor spreading in relation to ecosystematic problems. *in* R. T. Allen and F. T. James (eds), A symposium on Ecosystematics (1971), Univ. Arkansas Mus., Occas. Paper 4, pp. 15-76.

—— 1972b. — Edaphic aridity as a factor in angiosperm evolution. The American Nat. 106 : 311-320.

—— 1972c. — Plate tectonics in relation to the history of the angiosperm flora of India. The Paleobotanist, Silver Jubilee Volume (1971), *in press*.

—— 1973. — History of the Mediterranean ecosystem in California. in H. Mooney and F. di Castri (eds.), Mediterranean Type Ecosystems p. 224-277. Springer-Verlag.

Berry, E. W., 1916. — The upper Cretaceous flora of the world. *in* Maryland Geol. Surv., Upper Cretaceous : 183-314.

Boughey, A. S., 1957. — The origin of the Africa flora. Oxford Univ. Press 47 pp.

—— 1965. — Comparisons between the montane forest floras of North America, Africa and Asia. Webbia 19 : 507-517.

Brown, R. W., 1939. — Fossil leaves, fruits and seeds of Cercidiphyllum. J. Paleont. 13 : 485-499.

Brunoin, L., 1965. — On the real nature of transantarctic relationships. Evolution 19 : 496-505.

Camp, W. J., 1947. — Distribution patterns in modern plants and the problems of ancient dispersal. Ecol. Monogr. 17 : 157-183.

Case, J. E., L. G. Duran, A. R. Lopez, and W. R. Moore, 1971. — Tectonic investigations in western Columbia and eastern Panama. Geol. Soc. Amer. Bull. 82 : 2685-2712.

Couper, R. A., 1960. — Southern Hamisphere Mesozoic and Tertiary Podocarpaceae and Fagaceae and their palaeogeographic significance. Roy. Soc. London Proc. Ser. B, 152 : 471-500.

Cullen, D. J., 1970. —A tectonic analysis of the south-west Pacific. New Zeal. J. Geol. and Geophys. 13 : 7-20.

Defape, G., 1928. — Le monde des plantes à l'apparition de l'homme en Europe occidentale. Ann. Soc. Sci. Bruxelles, B, Sci. Phys et naturelles, 48 (2) : 39-101.

—— 1959. — Les Floras fossiles du Crétacé superieur en France. 84th Congr. des Sociétés savantes, 61-94.

—— 1963. — Colloque sur le Crétacé inferieur. Mem. du Bureau de recherches géologique et minières 34 : 349-371.

Dietz, R. S. and J. D. Holden, 1970. — Reconstruction of Pangaea : breakup and dispersal of continents, Permian to present. J. Geophys. Res. 75 : 4939-4956.

—— and W. P. Sproll, 1970. — East Canary Islands as a microcontinent within the Africa-North America continental drift fit. Science 226: 1043-1045.

Engler, A., 1905. — Ueber floristiche Verwandschaft zwischen dem tropischen Afrika und Amerika, sowie ueber die Annehme eins versunkenen brazilianisch-Äthiopischen Kontinent. Sitzungsber. K. Preuss. Akad. Wissen. 6 : 180-231.

—— 1914. — Ueber Herkunft, Alter und Verbreitung extremer xerothermer Pflanzen. Sitzungsber. K. Preuss. Akad. Wissen. 20 : 564-621.

Fooden, J., 1972. — Breakup of Pangaea and isolation of relict mammals in Australia, South America and Madagascar. Science 175 : 894-898.

Godley, E. J., 1960. — The botany of southern Chile in relation to New Zealand and the subantarctic. Roy. Soc. London Proc. Ser. B, 152 : 457-475.

Heiatzler, J. H., 1971. — The evolution of the southern ocean. *in* L. O. Quam (ed.), Research in the Antarctic, Amer. Assoc. Adv. Sci., Publ. 93 : 667-684.

Hollick, A., 1895. — The flora of the Amboy clays. U. S. Geol. Surv. Monogr. 26. 260 p.


Source : MNHN, Paris

HUTCHISON, J., 1946. — A botanist in South Africa. P. R. Gawthorn, Ltd. 686 pp.

JARDINE, N. and D. MCKENZIE, 1972. — Continental drift and the dispersal and evolution of organisms. Nature235 : 20-24.

KEAST, A., 1971. — Continental drift and the evolution of the biota on the southern continents. Quart. Rev. Biol. 46 : 335-378.

KITCHING, J. W., J. W. COLLINSON, D. H. ELLIOT, and E. H. COLBERT, 1972. — Lystrosaurus Zone (Triassic) fauna from Antarctica. Science 175 : 524-526.

LAKHANPAL, R. N., 1970. — Tertiary floras of India and their bearing on the historical geology of the region. Taxon 19 : 675-695.

LI, H. H., 1952. — Floristic relationships between eastern Asia and eastern North America. Amer. Philos. Soc. Trans. N. S. 42 (2) : 371-429.

JOHNSON, L. A. S. and B. G. BRIGGS, 1963. — Evolution in the Proteaceae. Austral. J. Bot. 11 : 21-61.

MCELHINNY, M. W, 1970. — Formation of the Indian Ocean. Nature 228 : 977-979.

MEUSEL, H., 1971. — Mediterranean elements in the flora and vegetation of the West Himalayas. *in* Plant Life of Southwest Asia, p. 53-72. Bot. Soc. Edinburgh. P. H. Davis, *et al.*, eds.

MEUSEL, H. und R. SCHUBERT, 1971. — Beitrage zur pflanzengeographie des Westhimalajas. 1. Teil: Die Arealtypen. Flora, Bd. 160 (2) : 137-194 ; 2. Teil : Die Waldgesellschaften. Flora, Bd. 160 (4) : 373-432 ; 3. Teil : Die Pflanzengeographische Stellung und Gleiderung des Westhimalajas. Flora, Bd. 160 (6) : 573-606.

MIRANDA, F., 1959. — Possible signification del porcentaje de generos Bicontinentales en America Tropical. Ann. Inst. Biol. MEX. 30 : 117-150.

MULLER, J., 1970. — Palynological evidence on the early differentiation of angiosperms. Biological Rev. 45 : 417-450.

RAVEN, R. H. and AXELROD, D. I., 1972. — Plate tectonics and Australasian paleobiogeography. Science, 176 : 1379-1386.

SCHUSTER, R. M., 1972. — Continental movements, Wallace's line and Indomalayan Australian dispersal of land plants : some eclectic concepts. Bot. Review 38 : 3-86.

TARLING, D. H., 1971. — Gondwanaland, paleomagnetism and continental drift. Nature 229 : 17-21, 71.

TEIXEIRA, C., 1952. — Notes sur quelques gisements de vegetaux fossiles du Crétacé des environs de Leira. Revista da faculdade de ciencias de Lisboa, 2a ser. C, 2 : 133-154.

TRALAU, H., 1963. — Asiatic dicotyledonous affinities in the Cenozoic flora of Europe. Kungl. Svenska Vetenskap, Handl. 9 (3) : 1-87.

—— 1964. — The genus *Nypa* van Wurmb. Kungl. Svenska Vetenskap. Handl. 10 (1) : 1-29.

VEEVERS, J. J., J. G. JONES, and J. A. Talent, 1971. — Indo-Australian stratigraphy and the configuration, and dispersal of Gondwanaland. Nature 229 : 383-388.

WOLFE, J. A. and H. M. PAKISER, 1971. — Stratigraphic interpretation of some Cretaceous microfossil floras of the middle Atlantic States. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 750-B : 35-47.

Source : MNHN, Paris

## DISCUSSION

*Intervention du Professeur R. F. Laurant*

*Question*

When, according latest estimates, did India begin its northward travel, and when did it raach Asia ?

*Réponse*

Only a tentative answer can now he given because so much additional work remains to he done in terms of unravelling the complex history of the Indian Ocean basin. The most recent evidence available to me is that synthetized by Selater and Mckenzie (1972). It indicates northward movement commenced very lata in the Cretaceous, with India ploughing into Asia near the Oligo-Miocène transition, at which time the Himalaya commeneed to rise.

Source : MNHN, Paris

# RECONSIDERATION OF NEW ZEALAND BIOGEOGRAPHICAL PROBLEMS, WITH SPECIAL REFERENCE TO THE MESOZOIC.

D. E. Gaskin

Department of Zoology, University of Guelph,
Guelph, Ontario, Canada.

## INTRODUCTION

New evidence of sea-floor spreading, and new interpretations of the tectonic history of Australia and the southwest Pacific region have been published recently [1-4]. These provide stimulating background against which New Zealand biogeographical problems and Mesozoic history can be reappraised.

It is pertinent to briefly recapitulate views on the origins and composition of the New Zealand fauna and flora held prior to publication of the recent geophysical data. New Zealand had been regarded as an island archipelago with a rather mobile geological history, far enough removed from the nearest large land-mass to be considered oceanic, but with a large enough surface area for a significant degree of evolution and speciation to have occurred at least to the generic level, in virtual isolation [5,6]. There are some archaic endemic elements such as the Dinornithioformes, and of course the Apterygiformes [5,7], but most precursors of present taxa probably originated outside New Zealand. The assembly of taxa was considered to have taken place over a time scale that allowed for migration over possible Palaeozoic and early Mesozoic connections to other land-masses, and via early to mid-Tertiary archipelagic links. Trans-oceanic dispersal by air and water from neighbouring continental areas and islands was thought to have played quite an important role at all times in New Zealand's history in assembly of the disharmonic fauna and flora of the archipelago [6,8].

We can now ask if the new geophysical data invalidate these conclusions, or require that they be modified in some way. Recent literature includes a paper by Jardine and McKenzie, who stated [9], with reference to interpretation of marine magnetic anomalies and reconstructions of drift within the Pacific [10], and Indian Oceans [11], " The date... (of the reconstructions).. can also be obtained with an error of less than one million years. It is therefore no longer profitable for biologists to speculate about the past arrangement of land masses. " The writer has an ingrained scepticism concerning the arrival of " millenia " in science and prefers to regard the new data with some caution. Dogmatic statements of that type frequently have to be retracted later. After all, quite radical conclusions based on interpretations of palaeomagnetic data have been strongly modified or overthrown before (see Darlington, with regard to work carried out the late 1950s and early 1960s [12]). Nevertheless for the present the writer is content to examine the several reconstruction variants published, and reinterpret New Zealand biogeography within the limits of the model that is most in accord with available data.

The Australian geologists and geophysicists contributing new analyses of palaeomagnetic data and tectonic history of the area have not considered biogeographical implications of their studies as yet. The writer regards this as very healthy since it tends to eliminate an important source of bias.

Source : MNHN, Paris

## NEW EVIDENCE ON THE GEOLOGICAL HISTORY OF THE WESTERN SOUTH PACIFIC

While the differences between the reconstructions recently proposed for the tectonics evolution of the western South Pacific are very minor in the global context of continental drift, they carry very considerable implications for interpretations of New Zealand biogeography. The most recent reconstructions at time of writing are those of Griffiths [3], and Griffiths and Varne [4] who have re-examined the relationships of the Ross-Adelaide Orogenic Belt, the Tasman Orogenic Zone and the New Zealand Geosynclinal Zone in respect of tectonic plate theory, and have published the morphological reconstruction of the western South Pacific margin of Gondwanaland resulting from their calculations. A timetable for its disruption is based on marine magnetic profiling data of Pitman *et al.* [10] and other workers [1,13]. Formation of the Pacific — Antarctic Ridge seems to have occurred about 80 million years or so ago (Upper Cretaceous) [10], with a marked change in direction of sea-floor spreading taking place about 30 million years later (Eocene) [1,11]. Christoffel and Ross [14] reported that studies of the magnetic anomalies of the Endeavour Fracture Zone implied sinistrad rotation of the Campbell Plateau, the southern part of the " New Zealand Plateau " of Brodie [15], during the Eocene. Sea-floor spreading between Antarctica and Australia began about 50 million years ago [1,13].

Carey [16] postulated sphenochasmic opening of the Tasman Sea without any north-south axial displacement ; this is in accord with the model of Griffiths and Varne, who showed that plotting the age of successive marine magnetic anomalies gave an age of about 80 million years for the deep Tasman Basin. This estimate lies within the range of the much less accurate value of $90 \pm 40$ million years published earlier by Vogt and Conolly [17]. Griffiths and Varne are in general agreement with Fleming [18], and Suggate [19], that evidence for slip on the New Zealand alpine fault before the mid-Jurassic is totally lacking. In fact Wellman [20] provided evidence that the slippage had occurred no earlier than within Tertiary time.

There are a few points in their arguments with which the writer is not entirely happy. Firstly, Griffiths noted that crust thickness below the Solomon Islands was reported by Officer [21] to be of the order of 15 km, and that this together with presence of a Cretaceous igneous and metamorphic base [22], suggested that the archipelago represented in part a fragment of the continental crust of Gondwanaland adjacent to the Rennel Ridge, at the outer edge of the Papuan Geosyncline. While this may eventually prove to be correct, the writer finds Griffiths' interpretation of the Solomons as part of the Gondwana crust rather unconvincing without further evidence. Coleman [23] goes on to say about Officer's [21] paper " ..a result based on the rather slender seismic evidence then available. The recent gravity work suggests a lower figure (than 15 km). " Griffiths does not cite this statement. Richards *et al.* [24], discussed radiometric age determination results for the Solomons, and concluded that the major metamorphic phase occurred between the Cretaceous and Upper Eocene. The geology of fractured island arcs like the Solomons is not satisfactorily understood yet. There is (ambiguous) evidence of some differential slippage of the northern part of the archipelago (the Pacific Province) against the southern part (the Central Province), with major faults on the islands of Choiseul and Santa Ysabel. These data are still quite insufficient for use in interpretation of the general features of the tectonic history of the region to the north of New Caledonia and New Zealand [25].

Secondly, the writer also sees a geological problem in the southern part of the region. Wright [26] discussed the theory and mechanism of continental drift in the western South Pacific and concluded that New Zealand was once part of Antarctica (note that this simplified statement in his summary is belied by the more complex and likely situation he shows in his fig. 3). This author noted that a serious problem in the theory stemmed from results of age determination of the rocks of West Antarctica by Aronson, using a rubidium-strontium method [26], since these showed a high degree of incompatibility with ages of the western New Zealand metasediments published by Gunn [26]. On the other hand Griffiths cited the Antarctic Map Folio Series [27], as well as his own unpublished work in the Nelson

Source : MNHN, Paris

and Fiordland Provinces of New Zealand to show that in both are present "sequences similar in age and variety of deformation style". Neither he, nor Griffiths and Varne, cite the specific papers of Aronson and Gunn mentioned above. Consequently the writer, a non-geologist, is faced with two apparently irreconcilable statements and lacks the evidence or skill to decide them.

Common factors are agreed upon concerning the tectonic history of the western South Pacific even by authors holding quite different views on the mechanisms by which drift has come about. Cullen [28] visualized development of the geosynclinal arc between New Caledonia and New Zealand on one hand, of the volcanic Tonga, Kermadec, and Macquarie arcs on the other, as resulting from stages of crustal evolution "promoted by a northeastward orientated system of convection currents that originated to the south of Australia and New Zealand." He concurred with Wright [24] that New Zealand was probably once much closer to Antarctica, and that the original southern continuation of the southwest Pacific geosynclinal arc lay "among the folded geosynclinal belts of West Antarctica," described by van Bemmelen [29].

The general concept of the "northeastering" of the crustal block containing New Zealand has been reinterpreted by Griffiths [3] and Griffiths and Varne [4] in terms of sea-floor spreading. In 1970 Fleming [18], and Christoffel and Ross [14] postulated sinistrad rotation of the Campbell Plateau and the Chatham Rise, the latter through more than 90° with respect to the orientation of New Zealand in the Mesozoic [18]. The presently sinuate geosynclinal arc originally had a nearly straight configuration before the Rangitata Orogeny of the Upper Jurassic-Lower Cretaceous. So there is evidence of rifting and differential movement within the "northeastering" New Zealand Plateau block, with the Tasman Sea basin forming as the Campbell Plateau-New Zealand area moved and rotated. Most recently Griffiths and Varne have proposed a model for rifting of the whole region, embracing Australia, New Guinea, Antarctica and New Zealand.

The relationships postulated by Jones [2], Smith and Hallam [30], and Griffiths and Varne [4], for the apparent relationship between pre-drift Australia and New Zealand differ in one most important respect. The former workers show the southern end of the South Island respectively apposed to the coast of New South Wales (see Jones, fig. 2b), or the Bass Strait region (see Smith and Hallam, fig. 2). Griffiths and Varne show the Lord Howe Rise, Norfolk Ridge and Three Kings Rise between eastern Australia and New Zealand. This point is of great importance for interpretation of biogeographical phenomena in the region. The balance of the evidence in the writer's opinion favours the reconstruction of the latter authors. While the boundaries of the Lord Howe Rise and the Norfolk Ridge are difficult to define because of their relatively gentle marginal slopes, no evidence exists for north-south axial displacement at the northern end of the Tasman Sea. If the Tasman opened as a sphenochasm [16], then in reconstruction of pre-drift configuration it can be closed by rotating the southern end of the Rise back against eastern Australia (see Griffiths and Varne, fig. 3). In addition, studies by Officer [23], Brodie [15], and most recently Shor *et al.* [31], all indicate that the Rise and the Ridge contain crust of continental type. Fig. 1 of the present paper shows a reconstruction of the southwest Pacific region of Gondwanaland, based on fig. 3 of Griffiths and Fig. 2 of Griffiths and Varne.

When considering biogeographical phenomena one must bear in mind that continental rifting and drifting are by no means necessarily coincident in time. A few years ago biogeographers (including the writer), tended to treat rifting and continental dispersal rather vaguely as synonymous terms. Now, while rifting of the southern land masses may still be considered as a Jurassic and Lower Cretaceous phenomenon, evidence is accumulating favouring dispersal not reaching major proportions in the western South Pacific region until early Caenozoic. Crustal elements of this part of Gondwanaland apparently remained in apposition even during the very last part of the Mesozoic. The New Zealand biogeographer cannot but wryly recall Wardle [32], whose views were hardly given much credence by Fleming and myself [6,8], suggesting land connections during the Tertiary to explain the distributions of certain plant genera common to Australia, Tasmania and to New Zealand. Nevertheless although the Lord Howe Rise, the Norfolk Ridge and the Three Kings Rise may represent in part remains of "Tasmantis" land between New Zealand and Australia, this does not necessarily mean that these areas were dry land even during most of the Mesozoic, let alone the Tertiary. The question of the altitude of crustal blocks above sea level may not necessarily be of prime importance

Source : MNHN, Paris

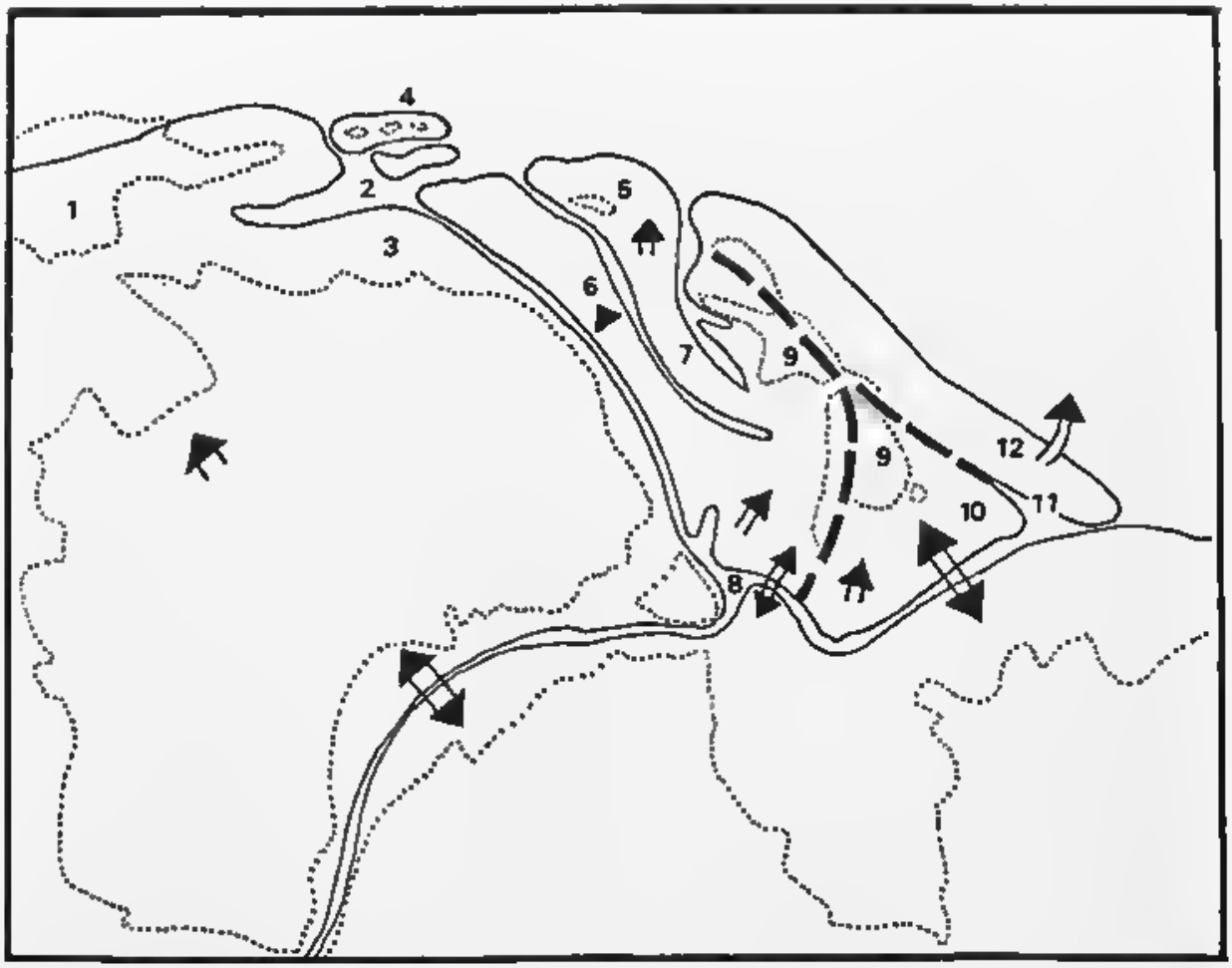



FIG. 1. — Pre-drift configuration of the southwest Pacific region of Gondwanaland, after Griffiths (1971) and Griffiths and Varne (1972). Continuous line shows margins of continental blocks, broken lines the present day land masses, arrows direction of movement and the double arrows sea-floor spreading. 1. New Guinea, 2. Coral Sea, 3. Queensland Plateau, 4. Solomon Islands, 5. New Caledonia, 6. Lord Howe Rise, 7. Norfolk Ridge, 8. Tasman Basin, 9. New Zealand, 10. Campbell Plateau, 11. Bounty Trough, 12. Chatham Rise.

to a geologist reconstructing Gondwanaland, but it is obviously vital for the health and well-being of terrestrial organisms! Even if we accept a greatly revised drift timetable, the land connections discussed by Wardle almost certainly did not exist. In the writer's opinion the balance of evidence is still firmly against land surface of any magnitude between Australia and New Zealand during the Tertiary. The present average depth of the Lord Howe Rise is about 2,200 metres, and that of the Norfolk Ridge about 1,500 metres [16], and despite the continental crust composition of these ridges, there is no evidence of an orogeny massive enough to bring about such a change in relief in that area in the Tertiary. In fact recently Houtz *et al.* [23] reported sediments of Eocene age on the Lord Howe Rise, an indication that it has been a relatively deep submarine ridge since that time. This is not to say that the Tasman Sea ridges might not have been much shallower in the Mesozoic than today.

So the general picture that emerges of New Zealand during the Mesozoic is of a geosynclinal zone running NNW-SSE with respect to present true north, with significant land surface area that at times was either greater or less than the amount exposed today. The area presently occupied by the Chatham Islands was much closer to Antarctica than today; some exposed land probably occurred in their vicinity. Workers still differ on a number of points in reconstructions, the writer considers

Source : MNHN, Paris

the relative positions of the Tasman Sea submarine ridges in the Mesozoic end Tertiary to be of great importance. Workers are also at odds concerning the mechanism underlying continental dispersal, especially of the New Zealand Plateau block. Fleming [18] tended to discount as too simple Wright's theory of small convection cells operating during the Cretaceous [24], to account for opening of the Tasman Sea. Nevertheless all the modern reconstructions place Australia, Tasmania, New Zealand and Antarctica considerably closer together in the early Tertiary and the Mesozoic than they are today.

The writer is not really competent to criticise the sea-floor spreading data and marine magnetic profiling results on which the recent models are based, but if one turns now from geological and geophysical data to faunal and floral distribution patterns, the balance of data from these sources tends to support the model of Griffiths and Varne rather than those proposed by Smith and Hallam, or Jones, with regard to the relative position of New Zealand.

## NEW ZEALAND MESOZOIC BIOGEOGRAPHY

The volume and quality of geological and geophysical data from the southwest Pacific have greatly increased in recent years, but unfortunately the same is hardly true of Mesozoic terrestrial fossils. Only the New Zealand marine fossils have left a reasonably good record, and it is to these we must turn for most evidence of changes in composition of the fauna and flora during the Mesozoic, reflecting variation in availability of relatively shallow water dispersal routes.

*Late Palaeozoic.*

Fossils occur in the Lower New Zealand Trias which represent the last remains of an extensive and singularly enigmatic austral Permian fauna [7]. As Fleming pointed out, it is not possible at present to reconcile the presence of the circum-Pacific, non Tethyan trigoniid bivalves in the early New Zealand Trias and Permian with the usual conception of Gondwanaland. However if Smith and Hallam are roughly correct in their general assessment of the pre-drift relationship of Antarctica, South

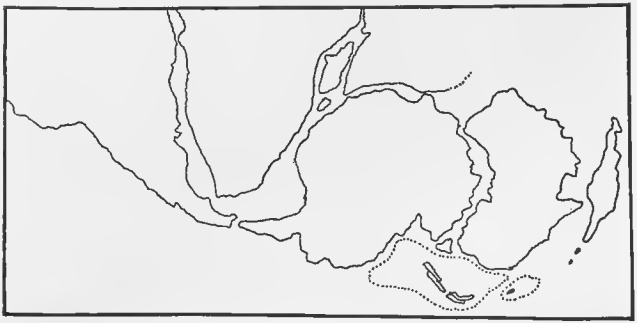


FIG. 2. — Probable pre-drift configuration of southern continents, modified from Smith and Hallam (1970), and Griffiths and Varne (1972).

Source : MNHN, Paris

America, and the Australian New Zealand region, then these continental areas shared in part a common continuous coastline that could have functioned as a major dispersal route. We do not know the extent, if any, of large marine embayments which might have allowed the penetration of marine taxa into regions we vaguely consider should lie well within the " coastline " of Gondwanaland. The Permian climate is generally considered to have been relatitively severe, possibly the climate and sea temperature permitted some exchange between what are now boreal and anti-boreal zones, as happened again in tha Pleistocene and perhaps early Quaternary. The close relationship evident between eastern Australian and New Zealand faunal successions in Ordovician and Permian strata do seem to suggest reasonably close proximity [34].

*Triassic.*

The early and mid-Mesozoic marine fossils have been reviewed by Marwick [35] and Fleming [6, 7]. A number of forms were assumed to have had efficient dispersal by planktonic larvae ; these species are found not only in New Zealand Trias but are widely distributed elsewhere. Existence of ammonite fossils with wide distribution suggests that some immigration to New Zealand was then possible, but in general during this period the fauna shows much generic endemism, as for example in the brachiopod group represented by *Mentzeliopsis* and others. This group has been considered archaic and endemic [36], and is particularly prominent in the upper meso-Trias (local Ladinian sequence). The surface area of the shallow water zone around the emergent land of the early and pre-Mesozoic New Zealand Plateau was probably large enough to function as major evolutionary centre. Caughley [37] humorously but rightly reminded zoogeographers to beware of unconciously assuming that taxa in a region under study always had to have migrated there from some outside point. The pelecypod fauna of the upper Trias is a mixture ; regionally endemic groups include genera such as *Hokonuia* and *Oretia*. Some of this group are common to both New Zealand and New Caledonia. More widespread genera include *Nuculana*, *Anodontophora* and *Palaeoneilo*. The pelecypod *Monotis* colonized this region during the mid-Upper Trias [35], but was replaced by beds of *Otapiria* in the Jurassic. Brachiopods of the Upper Trias continued to show strong endemism. Upper Triassic ammonites such as *Proclydonautilis*, *Arcestes* and *Pinacoceras*, by contrast were all Tethyan. *Otapiria* is now also known from the North Pacific (Dr C. A. Fleming, *in litt.*).

*Jurassic.*

Sediments of definite non-marine origin are recorded in the Jurassic [18], and at least one writer believed land surface area to be greater in the vicinity of the New Zealand archipelago than it is today [38]. Another reported that some exposed land probably existed to the west of present-day New Caledonia during the Permian — Upper Jurassic period [18]. Evidence from the molluscan fossil record strongly suggests that.. " the New Zealand-New Caledonia region... isolated during the (Triassic-Liassic) downwarping of this Pacific margin ".. [7], was linked to the northwest during the Upper Jurassic Rangitata Orogeny by the establishment of... " some shallow-water dispersal avenues ".. [7]. There is evidence that the New Zealand geosynclinal region was beginning to rise in the mid-Jurassic [18]. The Upper Jurassic fossils show virtually no endemism, implying that New Zealand shallow water zones were not isolated at this time. A study of terrestrial plant microfossils showed that some of the podocarps were in New Zealand during the Jurassic geosynclinal phase [40], and that their precursors may have been there much longer. Evidence from several sources thus shows the same general pattern. In one way or another, a land mass which approximates to present-day New Zealand was in a favourable situation to receive a large influx of immigrants during the mid-Upper Jurassic. That the exposed area of " Tasmantis " might have been greater than that of the present New Zealand archipelago is acceptable. This would increase the statistical chances of successful reception of species crossing water gaps of greater or lesser magnitude. Nor is there necessity to assume that tha shelf or land regions of this part of Gondwanaland were ever completely continuous with other areas. The disharmonic fauna, including such examples as the frog genus *Leiopelma*, the reptile *Sphenodon*, the Apterygiformes and Dinornithoformes, and a great number of invertebrate forms, is adequately accounted for by just such discontinuities in the dispersal routes.

Source : MNHN, Paris

Although New Zealand and New Caledonia have enough biogeographical factors in common to justify their being grouped as a distinctive "Maorian" Province, each has its own unique (and apparently old) faunal elements. For example among the Carabidae (Coleoptera), flightless Scaritini occur in New Caledonia and flightless Broscini in New Zealand [12].

*Cretaceous.*

During the last era of the Mesozoic a number of factors seem to indicate changes in the configuration of the southwestern Pacific region of Gondwanaland. From the geological point of view it is difficult not to assume that the massive Rangitata Orogeny was not in some way related to the rifting process that eventually led to the dispersal of the present continental elements [7, 18]. Vine and Hess [41] suggested that such orogenic phases can pre-date actual rifting by about 20-25 million years. The climax of the orogeny occupied much of the Lower Cretaceous, and in the Upper Cretaceous we find a new and distinctive group of taxa with austral relationships appearing in the New Zealand and Antarctic marine fauna [7, 42-4], suggesting that circum-polar Antarctic troughs were forming [2, 7]. This austral element was new, and not related to the earlier enigmatic Permian one [7]. In addition, the Tethyan and cosmopolitan elements which dominated the New Zealand Mid and Upper Jurassic were again replaced by forms showing increasing endemism, another sign of progressive isolation and deepening waters around the archipelago.

The Endeavour Fracture Zone is widest south of New Zealand; the influx of austral faunal elements into the Upper Cretaceous seas of New Zealand supports the theory that the New Zealand Plateau region had begun to "northeaster" prior to the separation of Australia and Antarctica in the Palaeocene-Eocene. Sedimentary studies show a deep marine transgression between those two continents by the Eocene, and Carey [45] considered that a "Red Sea-like" trough occupied the position of the Great Australian Bight even by the Upper Jurassic. Tasmania was probably effectively isolated by the beginning of the Eocene. Analysis of sediments also shows that a distinct Cretaceous marine transgression [46, 47] followed the Jurassic one. The former was probably the beginning of a continuing trend, deepening through the early and mid-Tertiary. By the Oligocene the sediments west of Tasmania are clearly abyssal in nature [2]. The "Tasmantis" — New Zealand area (and that west of New Caledonia, probably) was also aubject to extensive marine invasion during the Cretaceous [7]. This was the beginning of a period of nearly complete isolation of the area, except from such taxa as could reach the archipelago by overwater dispersal and establish themselves. This isolation (and such dispersal) has continued throughout the Tertiary and the Quaternary periods.

The writer sees no requirement to change previous conclusions drawn concerning the trans-Antarctic dispersal of *Nothofagus* prior to the southern continents drifting apart [5, 6, 48]. Anomalous distribution of *Nothofagus* species in New Guinea and New Caledonia is not a problem of Mesozoic biogeography. Cranwell [48] and the writer [6] discussed possible solutions to this. In fact the new geophysical evidence provides an easier solution to the big part of the "*Nothofagus* Problem", ie., the distribution of living and fossil members of the genus in Australia, Tasmania, New Zealand, Antarctica and South America, but not in Southern Africa. The time of separation of Africa from Antarctica is still somewhat imprecise, but the event probably occurred during the Upper Jurassic [30], and recently the more definite figure of 106 millions years ago has been mentioned [9]. This would then support the argument for the evolution and dispersal of *Nothofagus* across Gondwanaland during the Lower Cretaceous. Populations of *Nothofagus* are now very regionally specific, very poorly adapted for over-water dispersal, and are almost certainly not being successfully dispersed across water at the present time [49].

Jardine and McKenzie have re-examined the very interesting problem of the evolution and dispersal of marsupials with reference to continental drift [9]. Divergence of marsupials and the placentals probably occurred about 150-100 million years ago, perhaps from Jurassic eupantotheres [50, 51]. The earliest known marsupial fossils are in North American Cretaceous strata; the European and Asian equivalents are perhaps yet to be found. Writers are not prepared to speculate on present limited evidence that North America was the evolutionary centre. Didelphoid marsupials appear

Source : MNHN, Paris

in European Palaeocene beds, and persist until the Miocene. The Palaeocene is also the time of first appearance in South America, presumably resulting from an invasion from North America at the very end of the Cretaceous [52]. Since Africa appears to have separated from South America and Antarctica in the Upper Jurassic, South America-Antarctica seems the only possible source of marsupials for Australia, even though no fossil record is known from Antarctica as yet [8]. The highly specialized Australian marsupial fauna of about 170 living species, is though to have evolved in isolation since Australia separated from Antarctica 40-45 million years ago. They appear to stem from a single ancestral stock. The earliest known fossil marsupials in Australia are in Oligocene beds [54]. Coastal Antarctica had a cool temperate climate in the late Cretaceous and Palaeocene, and this did not become really severe until the mid-Tertiary [53].

There are still some unexplained factors in the history of Australian marsupials. For instance why did placental mammals not colonize the continent at about the same time as marsupials ? Or did they reach it, fail to adapt, and rapidly become extinct ? Jardine and McKenzie did not cite the papers of Jones, Carey and Smith and Hallam, and thus appear to ignore the difficulty of dispersal of marsupials from Antarctica to Australia if the Bight region had been transgressed by the sea quite early in the Cretaceous. This is especially important since they took pains to emphasise ([8] p. 24) that the marsupials are a group with limited powers and success in over-water dispersal. Nevertheless there were probably island chains and the problem is theoretically not insurmountable. The same authors further noted that in the Mesozoic the pattern of major groups of plant taxa was to have either a " Gondwana " — type distribution or a " Laurasian " type distribution. This segregation broke down in the Tertiary. For example after a Gondwana-restrictive distribution in the Mesozoic, *Podocarpus* spread along the Pacific margins during the Tertiary. None of the data and discussion of the authors seems to demand modification or rejection of foregoing conclusions on the Mesozoic of New Zealand.

## SUMMARY OF PROBABLE MESOZOIC HISTORY OF NEW ZEALAND

The New Zealand fauna and flora show a striking degree of endemism. They are dishermonic, and many important Australian, South American and Indo-Pacific taxa are lacking or very poorly represented. There has clearly been much evolution and speciation during long periods of virtual or total geographical isolation. This is particularly true of the South Island, where the relatively large surface area and varied topography very probably have continuously provided more ecological niches than in the North Island [55, 56].

Providing the concepts of continental rifting and actual drift are not confused, new data from sea-floor spreading and application of tectonic plate theory to the area do not very appreciably alter the previously published picture of the New Zealand Mesozoic largely developed by Fleming [3, 7, 8, 18]. In fact the fit between geological and biogeographical phenomena of the New Zealand region is improved. Judging from shared faunal sequences, relationships between New Zealand and southeastern Australia were apparently close in the Permian. The Lord Howe Rise and Norfolk Ridge may then, and no later, have formed a connecting region of dry land, or large exposed ridges close to one another and in turn to Australia and New Zealand. The presence of a strong austral element in the marine fauna of the New Zealand fauna might be explicable in terms of extensive marine embayments in the whole region, but the pre-Triassic configuration of the area is still enigmatic. Best evidence at present suggests the Norfolk Ridge in the Permian was a marine trough, part of the New Zealand Geosyncline (Dr. C. A. Fleming, in litt.).

The " Tasmantis " — New Zealand region appears to have been relatively isolated during the Triassic and Liassic. This isolation was much reduced during the Jurassic Rangitata Orogeny, and at this time the land surface area may have been greater than today. Between the Triassic and Tertiary continuous land connections (as opposed to shallow water zones) to Antarctica and Australia are still at best very doubtful concepts, despite the revised timetable for the disruption of the southwest Pacific region of Gondwanaland based on marine magnetic profiling. No Mesozoic reptiles so abun-

Source : MNHN, Paris

dant elsewhere appear to have reached New Zealand, except for *Sphenodon*. Snakes, and terrestrial mammals are almost totally absent. New Zealand's late Mesozoic and Tertiary isolation from both Australia and Antarctica apparently being sufficiently developed to prevent colonisation by marsupials or monotremes. Presumably Australia's immunity from placental invasions in the Tertiary permitted the survival and speciation of marsupials and the archaic monotremes. The Lord Howe Rise and the Norfolk Ridge may have partially contributed to "Tasmantis" in the Mesozoic, but it appears that they were completely submerged by the Eocene and probably as early as the Lower and mid-Cretaceous. During the later part of the Jurassic, or in the Lower Cretaceous, the whole New Zealand Plateau region began to move northeastwards with respect to Australia and Antarctica under the influence of sea-floor spreading. After separation of the crustal block the deep basin of the Tasman Sea formed progressively, and the original straight configuration of the southwest Pacific geosyncline became distorted by differential rifting within the block, its contact with the southern end in Antarctica was severed, and the Campbell Plateau and the Chatham Rise rotated to the positions they hold today, with coincident slipping on the New Zealand alpine fault of the order of 300 km. The dispersal of this block was followed by the Eocene separation of Australia from Antarctica, and northward movement of the former.

Present evidence does not support the idea of New Zealand forming part of the boundary of two tectonic plates [57].

## REFERENCES


1. Le Pichon, X., and J. R. Heirtzler. — Magnetic Anomalies in the Indian Ocean and Sea-floor Spreading. *J. geophys. Res.*, 73 : 2101-17 (1968).
2. Jones, J. G. — Australia's Caenozoic Drift. *Nature*, 230 : 237-9 (1971).
3. Griffiths, — J. R. Reconstruction of the South-West Pacific Margin of Gondwanaland. *Nature*, 234 : 203-7 (1971).
4. Griffiths, J. R. and R. Varne. — Evolution of the Tasman Sea, Macquarie Ridge and Alpine Fault. *Nature*, 235 : 83-6 (1971).
5. Fleming, C.A. — New Zealand Biogeography : A Palaeontologist's Approach. *Tuatara*, 10 : 53-108 (1962).
6. Gaskin, D. E. — The Origins of the New Zealand Fauna and Flora : A Review. *Georg. Rev.*, 60 : 414-34 (1970).
7. Fleming, C. A. — Biogeographic Change Related to Mesozoic Orogenic History in the Southwest Pacific. *Tectonophysics* 4 : 419-27 (1967).
8. Fleming, C.A. — Paleonotology and Southern Biogeography, pp. 369-85, in : J.L. Gressitt (ed), "Pacific Basin Biogeography : A symposium. "10th Pacific Science Congress Bishop Museum Press, Honolulu, 561 p.
9. Jardine, N. and D. McKenzie. — Continental Drift and the Dispersal and Evolution of Organisms. *Nature*, 235 : 20-4 (1972).
10. Pitman, W. C., E. M. Herron, and J. R. Heirtzler. — Magnetic Anomalies in the Pacific and Sea-floor Spreading. *J. geophys. Res.*, 73 : 2069-85 (1968).
11. McKenzie, D. P. and J. G. Sclater. — In press in *J. Roy. Astron. Soc.* (not seen, cited in reference 9 above). (1972).
12. Darlington, P. J. Jr. — "Biogeography of the Southern End of the World, distribution and history of far-southern life and land with an assessment of continental drift. "Harvard University Press, Mass. 236 pp. (1965).
13. Weissel, J. K., and D. E. Hayes. — Asymmetric Seafloor Spreading South of Australia. *Nature*, 231 : 518-22 (1971).
14. Christoffel, D. A. and D. I. Ross. — A Fracture Zone in the South West Pacific Basin South of New Zealand and its Implication for Sea Floor Spreading. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 8 : 125-30 (1970).
15. Brodie, J. W. — Bathymetry of the New Zealand Region. *N. Z. Dept. Sci. Industr. Res. Bull.*, 161 : 1-55 (1964).
16. Carey, S. W. — The Tectonic Approach to Continental Drift, pp. 177-355 in : „ A symposium on Continental Drift, " Hobart Tasmania (1958).
17. Vogt, P. R. and J. R. Conolly. — Tasmantid Guyots, the Age of the Tasman Basin, and Motion between the Australian Plate and the Mantle. *Bull. geol. Soc. Amer.*, 82 : 2577-83 (1971).


Source : MNHN, Paris

18. Fleming, C.A. — The Mesozoic of New Zealand: Chapters in the History of the Circum-Pacific Mobile Belt. *Q. Jl. geol. Soc. Lond.*, 125 : 125-70. (1969).
19. Suggate, R. P. — The Alpine Fault. *Trans. R. Soc. N. Z. (Geology)*, 2 : 105-29 (1963).
20. Wellman, H. W. — Age of Alpine Fault (with Discussion), pp. 148-62 in: Rock Deformation and Tectonics, *Int. Geol. Congr.* (22nd session, India, 1964), Pt. IV (1971).
21. Officer, C. B. — Southwest Pacific Crustal Structure. *Trans. Amer. Geophys. Union*, 36 : 449-59 (1955).
22. Coleman, P. J. — The Solomon Islands as an Island Arc. *Nature*, 211: 1249-51 (1966).
23. Richards, J. R., J. A. Cooper, A. W. Wilna, and P. J. Coleman. — Potassium-Argon Measurements of the Age of Basal Schists in the British Solomon Islands. *Nature*, 211 : 1251-2 (1966).
24. Wright, J. B. — Convection and Continental Drift in the Southwest Pacific. *Tectonophysics*, 3: 69-81 (1966).
25. Aronson, J. — Reconnaissance Rubidium-Strontium Geochronology of New Zealand Plutonic and Metamorphic Rocks. *N. Z. Jl geol. Geophys.*, 8 : 401-23 (1965).
26. Gunn, B. M. — Geological Structure and Stratigraphic Correlations in Antarctica. *N. Z. Jl geol. Gsophys.*, 6: 423-43 (1963).
27. Antarctic Map Folio Series, sheet 13. ed. C. Craddock, *Amer. Geogr. Soc. Publ.*, Folio 12 (1970).
28. Cullen, D. J. — Island Arc Development in the Southwest Pacific. *Tectonophysics*, 4 : 163-72 (1967).
29. Van Bemmelen, R. W. — On Mega-undations : A New Model for the Earth's Evolution. *Tectonophysics*, 3: 83-127 (1966).
30. Smith, A. G., and A. Hallam. — The Fit of the Southern Continents. *Nature*, 225 : 139-44 (1970).
31. Shor, G. G., H. K. Kirk, and H. W. Menard. — Crustal Structure of the Melanesian Area. *J. Geophys. Res.*, 76 : 2562-86 (1971).
32. Wardle, P. — Evolution and Distribution of the New Zealand Flora as Affected by Pleistocene Climates. *N. Z. Jl Bot.*, 1 : 3-17 (1963).
33. Houtz, R., J. Ewing, M. Ewing, and A. G. Leonard. — Seismic Reflection Profiles of the New Zealand Plateau. *J. Geophys. Res.*, 72 : 4713-29 (1967).
34. Brown, D.A., K.S.W. Campbell and K.A.W. Cook. — "The Geological Evolution of Australia and New Zealand." Pergamon Press, Oxford (1968).
35. Marwick, J.—Faunal Migrations in New Zealand Seas During the Triassic and Jurassic. *N.Z. Jl Sci. Technol.*, 34 (B) : 317-21 (1953).
36. Trechmann, C. T. — The Trias of New Zealand. *Q. Jl geol. Soc. Lond.*, 73 : 165-246 (1918).
37. Caughley, G. — Does the New Zealand Vertebrate Fauna conform to Zoogeographic Principles? *Tuatara*, 12 : 49-56 (1964).
38. Cotton, C. A. — Review of the Notocenozoic or Cretacea-Tertiary of New Zealand. *Trans. Roy. Soc. N. Z.*, 82 : 1071-1122 (1955).
39. Avias, J. — Discussion ; following paper by C.A. Fleming, see ref. 7 above (1967).
40. Couper, R. A. — New Zealand Mesozoic and Cenozoic Plant Microfossils. *N. Z. Dept. Sci. indust. Res. Geol. Surv. Bull.*, 32 : 5-87.
41. Vine, F. J. and H. H. Hess. — Sea Floor Spreading, pp. 587-622 in: " The Sea ", ed. A. E. Maxwell, Wiley Interscience Press, New York, 664 pp.
42. Stevens, G. R. — The Jurassic and Cretaceous Belemnites of New Zealand and a Review of the Jurassic and Cretaceous Belemnites of the Indo-Pacific Region. *N. Z. Dept. Sci. indust. Res. Geol. Surv. Bull.*, 36 : 1-283 (1965).
43. Fell, H. B. — Fauna of the Ross Sea I : Ophiuroidea. *N. Z. Dept. Sci. indust. Res. Bull.*, 142 : 1-79,
44. Allen, R. S. — On the Evidence of Austral Tertiary and Recent Brachiopods on Antarctic Biogeography, pp. 451-54 in : J. L. Gressitt ed., " Pacific Basin Biogeography : A Symposium ", see ref. 8 above, (1963).
45. Carey, S. W. — " Advances in the Study of the Sydney Basin ", University of Newcastle, 1969, 53.(not seen, cited in Jones, ref. 2 above, 1971).
46. Conolly, J. R. and C. C. Von der Borsch. — Sedimentation and Physiography of the Sea Floor South of Australia. *Sediment. Geol.*, 1 : 181-230 (1967).
47. Wass, R. E., J. R. Conolly, and R.J. Macintyre. — Bryozoan Carbonate Sand Continuous Along Southern Australia. *Marine Geol.*, 9 : 63-73 (1970).
48. Cranwell, L. M. — *Nothofagus* : Living and Fossil, pp. 387-400 in : " Pacific Basin Biogeography : A Symposium " ed. J. L. Gressitt, see ref. 8 above (1963).
49. Preest, D.S. — A Note on the Dispersal Characteristics of the Seed of the New Zealand Podocarps and Beeches and the Biogeographical Significance, pp. 415-24 in : J. L. Gressitt, ed., " Pacific Basin Biogeography : A Symposium, "see ref. 8 above (1963),
50. Clemens, W. A. — Origin and Early Evolution of Marsupials. *Evolution*, 22 : 1-18 (1968).

Source : MNHN, Paris

51. Hopson, J. A. and A. W. Crompton. — Chapter in " Evolutionary Biology " ed. M. K. Hecht and W. C. Steere, North-Holland Press, Amsterdam. (Not seen, cited in ref. 9 above, 1972).
52. Simpson, G. G. — History of the Fauna of Latin America. *Amer. Scient.*, 38 : 361-89 (1950).
53. Cranwell, L. M. — Fossil Pollen from Seymour Island, Antarctica. *Nature*, 184 : 1782-5 (1959).
54. Ride, W. D. L. — A Review of Australian Fossil Marsupials. *J. Roy. Soc. Austral.*, 47 : 97-131 (1964).
55. Dumbleton, L. J. — Genitalia, Classification and Zoogeography of the New Zealand Hepialidae (Lepidoptera). *N. Z. Jl Sci.*, 9 : 920-81 (1966).
56. Dumbleton, L. J. — Pleistocene Climates and Insect Distributions. *n. z. ent.*, 4 (3) : 3-23 (1970).
57. Suggate, R. P. — Mesozoic — Cenozoic Development of the New Zealand region. *Pacific Geology* 4 : 113-120 (1972).

4 564 013 6



Source : MNHN, Paris

# SUR LA DISTRIBUTION DE QUELQUES CRUSTACÉS MALACOSTRACES D'EAU DOUCE OU SAUMÂTRE

par Théodore Monod *

Il m'a paru intéressant d'examiner dans le cadre de ce Colloque : « Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque », quelques types de distributions qui peuvent aider sinon à résoudre du moins à mieux poser certains problèmes de biogéographie historique.

La question du passage de la mer aux eaux douces et, en particulier, aux eaux souterraines a été souvent évoquée ; on a donc, suivant les cas, défini des types divers de pénétration par l'intermédiaire : de la nappe phréatique côtière, des grottes et fissures des karsts littoraux, des eaux saumâtres estuarines et lagunaires avec parfois, de plus, pénétration dans le domaine souterrain à partir des eaux douces superficielles.

La perspective où je voudrais me placer ici étant évidemment paléogéographique, il importe de distinguer plusieurs catégories de distributions disjointes de façon à pouvoir définir celles qui pourraient trouver leur explication dans une hypothèse mobiliste de l'histoire des continents.

**1.** ***Distributions disjointes pouvant s'expliquer sans modifications au tracé actuel des limites continentales.***

Un exemple typique de ce type de répartition est celui d'un Tanaïdacé, *Tanais stanfordi* Richardson 1902, actuellement connu des localités suivantes : Kouriles (Stephensen 1936 et Miyadé 1938 : eau douce) — Clipperton (Richardson 1901 : eau saumâtre) — Galapagos (Lang 1958, Monod 1970 : eau courante à peine sodique) — Archipel Bismarck (Shiino 1965) — Ceylan (Stebbing 1904 : *T. philetaerus* — Zanzibar (?) — Golfe de Suez (Stebbing 1910 : *T. philetaerus*) — Sainte Hélène (Monod, sous presse : eau douce jusqu'à environ 900 m. d'altitude au moins) — eaux saumâtres du Brésil (Mello-Leitão 1941 et Mane-Garzon 1943 : *T. fluviatilis*, *T. sylviae*, Lang 1958) — eaux douces et saumâtres de l'Uruguay et de l'Argentine (Giambiagi 1923 : *T. fluviatilis*, Van Name 1936 : *idem*, Meñé-Garzón 1943 : *idem* et *T. herminiae*).

Il s'agit d'une espèce très euryhaline et qui, dans un cas au moins, a pu pénétrer fort avant et jusqu'en altitude (900 m) dans les eaux douces d'une petite île (Sainte Hélène). Il est probable qu'il s'agit d'une forme littorale marine, encore que non signalée encore, semble-t-il, en milieu marin proprement dit, et dont la tolérance à la déssalure lui permet l'occupation non seulement de milieux saumâtres mais même, on l'a vu, d'habitats dulcaquicoles typiques.

Le cas du *Jaera nordmanni* (Rathke 1837) (= *J. guernei*, A. Dollfus 1889) reste, à certains égards, comparable à celui du *Tanais stanfordi* : sans doute s'agit-il ici d'une espèce marine littorale banale des côtes européennes, mais il n'en est pas moins remarquable de constater (Mission « Biaçores », oct. 1971) qu'on ne peut guère soulever un caillou immergé dans les ruisseaux de l'île de Flores (Açores) sans y voir courir ce petit Isopode brun-noir : toute l'île semble colonisée, même en altitude

* Museum National d'Histoire Naturelle
Pêches Outre-Mer, 57 Rue Cuvier, Paris 5e.

Source : MNHN, Paris

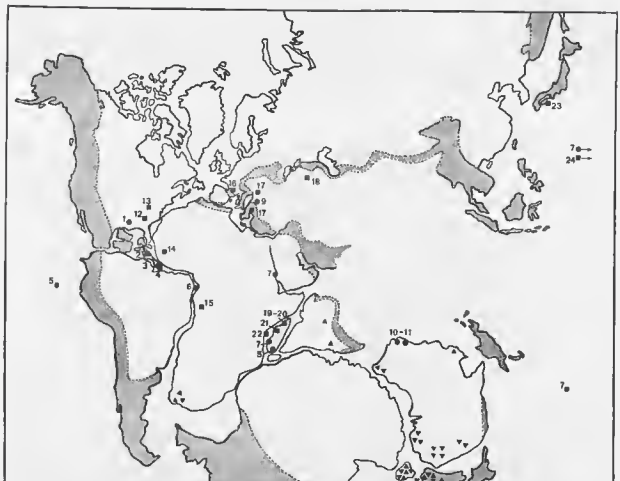


FIG. 1. — Triangles : Phreatoicoïdés. Points : Atyidés souterrains de la série typhlatyienne. Carrés : autres Atyidés souterrains :
1. *Typhlatya pearsei* Creaser. — 2. *Typhlatya garciai* Chace. — 3. *Typhatya consobrina* Botoşăneanu & Holthuis. — 4. *Typhlatya monae* Chace. — 5. *Typhlatya galapagensis* Monod & Cols. — 6. *Typhlatya rogersi* Chace & Manning. — 7. *Antecaridina lauensis* Holthuis. — 8. *Typhlopasta pauliani* Holthuis. — 9. *Spelaeocaris pretneri* Matjasic. — 10. *Stygiocaris stylifera* Holthuis. — 11. *Stygiocaris lancifera* Holthuis. — 12. *Palaemonias ganteri* Hay. — 13. *Palaemonias alabamae* Smalley. — 14. *Caridinopsis brevinaris* Holthuis. — 15. *Caridina lovoensis* Roth-Woltereck. — 16. *Troglocaris inermis* Fage. — 17. *Troglocaris anophthalmus* (Kollar). — 18. *Troglocaris kutaisiana* (Sadovsky). — 19. *Parisia microphthalma* (Fage). — 20. *Parisia macrophthalma* Holthuis. — 21. *Parisia edentata* Holthuis. — 22. *Parisia fowleri* Gordon. — 23. *Caridina japonica sikokuensis* Kubo. — 24. *Halocaridina rufra* Holthuis (Iles Hawaï).

et l'on peut s'interroger sur la cause d'un pareil succès : absence, peut-être de compétiteurs ? Il n'y a ni Aselles, ni Gammares [1], ni d'ailleurs semble-t-il de Poissons prédateurs capables de nettoyer la face inférieure des pierres.

Ajoutons que le *Jaera sarsi* Valkanof 1936 est, lui, une espèce devenue largement dulcaquicole en Europe orientale.

Si l'exemple du *Jaera sarsi* n'a guère qu'un intérêt écologique local, celui du *Tanais stanfordi* vient poser à nouveau le problème de la spécificité des faunes saumâtres souvent évoqué (Monod 1925,

1. Actuellement du moins car un *Gammorus* avait été décrit de l'île et dont nous ne sommes pas parvenus à retrouver un seul exemplaire, malgré des recherches prolongées et attentives.

Source : MNHN, Paris

P. H. Fischer 1940, Remane 1940, Hedgpeth 1957, etc.) et qui demeure discuté ; il semble toutefois que les peuplements estuarins, lagunaires, de mangrove, etc., puissent s'expliquer en général simplement par une euryhalinité particulière, le plus souvent associée à une préférence pour les substrats meubles, sablo-vaseux et vaseux, plutôt que par une spécificité « saumâtre » proprement dite. La répartition disjointe du *Tanais stanfordi* (fig. 2) ne peut s'expliquer que par une introduction accidentelle, avec installation ponctuelle dans les seules stations favorables.

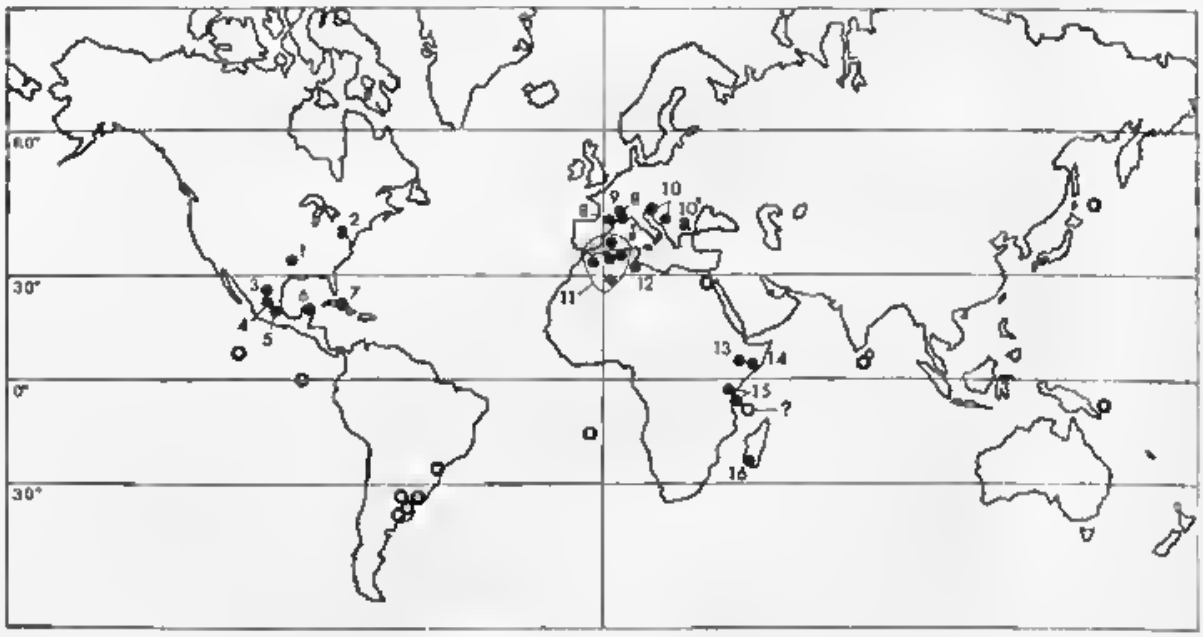



FIG. 2. — Distribution des Cirolanidés souterrains (ronds noirs) :

1. *Cirolanides texensis* Benedict. — 2. *Antrolana lira* Bowman. — 3. « *Conilera* » *stygia* Packard. — 4. *Cirolana (Speocirolana) bolivari* Rioja. — 5. *Cirolana (Speocirolana) peleazi* Bolivar. — 6. *Creaseriella anops* (Creaser) Rioja. — 7. *Troglocirolana cubensis* (Hay) Rioja & *Haptolana trichostoma* Bowman. — 8. *Faucheria fauchari* (A. Dollfus & Viré). — 9. *Sphaeromides raymondi* A. Do llfus. — 10. *Sphaeromides virei* (Brian). — 10. *Sphaeromides bureschi* Strouhal. — 11. *Typhlocirolana* sp. — 12. *Saharolana seurati* Monod. — 13. *Skotobaena mortoni* Monod. — 14. *Skotobaena* sp. — 15. *Annina lacustris* Budde-Lund. — 16. *Anopsilana poissoni* Paulian & Delamare-Deboutteville. — (ronds blancs) *Tanais standfordi* Richardson.

Parmi les Cirolanidés souterrains, certains se trouvent encore si près de la côte *actuelle* que l'on ne peut que les considérer comme des immigrés plus ou moins récents. C'est le cas, en tous les cas, d'*Annina lacustris* Budde-Lund 1909 (cf. Th. Monod 1968) de Zanzibar et de la côte kényenne, d'*Anopsilana poissoni* Paulian et Delamare-Deboutteville 1956 du sud-ouest malgache (grotte de Mitoho) [1] et de *Saharolana seurati* Th. Monod 1930.

On trouverait des cas analogues chez des Amphipodes et des Crevettes.

Chez les premiers, le groupe *Hadzia* (= *Liagoceradocus*), *Metaniphargus, Quadrivisio, Eriopisa, Weckelia, Paraweckelia, Paraniphargus* (cf. Ruffo et Krapp-Schickel 1969) comprend avec des types marins, d'autres d'eaux dessalées ou souterraines : on ne peut donc penser ici à une immigration de la mer vers l'eau douce à la faveur de nappes littorales, d'eaux saumâtres ou de réseaux karstiques. Le genre *Hadzia* étant connu à la fois de Yougoslavie, de Dalmatie, d'Istrie et de la Terre d'Otranta et des îles Carolines (Pacifique), sa distribution sersit typiquement téthysienne.

1. Je considère comme difficile de séparer, pour l'unique caractère de l'anophthalmie, *Anopsilana* de *Cirolana* (cf. Th. Monod, à paraître).

Source : MNHN, Paris

Un genre d'Hippolytidés, *Barbouria* Rathburn 1912 (monotypique, grottes de Cuba) est excessivement proche du genre marin *Ligur* Sarato 1885 (deux espèces, l'une de Méditerranée, *L. ensiferus* (Risso), l'autre indo-ouest Pacifique, *L. ucae* (Borradaile)), pouvant se trouver en eau saumâtre (cf. Th. Monod 1968, p. 772).

Il s'agit toujours, on l'aura noté, dans ce premier type de distribution, soit d'espèces marines soit de vicariantes si proches d'un type marin originel que l'on ne peut guère envisager qu'une immigration récente en eau douce. Des cas de ce genre n'intéressent évidemment pas les hypothèses mobilistes.

2. *Distributions continentales dont l'explication paraît impliquer une géographie différente de l'actuelle, mais sans recours nécessaire à l'hypothèse de la dérive.*

Les cas à placer ici seront ceux d'espèces relictuelles dont la distribution pourrait s'expliquer par des régressions anciennes, l'installation dans les eaux souterraines s'étant faite soit au bord d'une mer disparue soit sur l'emplacement d'un golfe abandonné par celle-ci.

Un exemple classique serait ici celui des Sphaeromatidés cavernicoles d'Europe occidentale (cf. Vandel 1964, p. 320, fig. 67) qui semblent avoir atteint leur aire actuelle, des deux côtés de l'arc alpin, à la faveur d'une transgression marine dont le seul reeul serait ici postérieur au Miocène. Les Cirolanidès *Faucheria* et *Sphaeromides* avec diverses formes américaines représenteraient un cas analoguc (fig. 2). Rappelons que Sphéromes et Cirolanidés souterrains peuvent être accompagnés d'Ostracodes du genre *Sphaeromicola*, dont l'espèce la plus primitive est marine (Vandel 1964, p. 303).

Est-ce dans la même catégorie qu'il faut placer les espèces du genre *Typhlocirolana* ? Ce dernier est connu des Baléares, du Maroc et d'Algéric où la station la plus méridionale se trouve déjà en plein Sahara septentrional (Ilassi Chebaba (Fort Miribel) sur le plateau du Tademaït à 1100 km de la côte). La nappe se trouve dans les calcaires crétacés que l'espèce aura pu atteindre à partir du littoral marin, situé plus au nord, par où son ancêtre avait pu pénétrer dans les eaux souterraines.

Le problème de l'origine des Cirolanidés hypogés, évoqué dès 1907 par Racovitza (pp. 474-475) reste ouvert. On a vu plus haut que dans certains cas (*Annina, Anopsilana*) une origine marine récente devait être envisagée. Dans d'autres cas (*Typhlocirolana, Skotobaena, Faucheria, Sphaeromides*, p. ex.) le passage mer-eaux souterraines des formes ancestrales pourrait être plus ancien et remonter à diverses époques du Tertiaire, voire du Crétacé ou même localement, du Jurassique. Les observations récentes (1974) de J.Y. Bertrand semblent permettre d'envisager pour les *Faucheria* du sud de la France une origine peut être crétacée, si du moins on doit bien conclure à une évolution plus ou moins localisée le long d'un rivage ancien.

Le genre *Skotobaena* (Isop., Cirolanidés) pose un problème analogue : il est actuellement connu par deux espèces provenant, l'une de l'Ethiopie méridionale (Grotte de Sof Omar, Prov. du Balé), l'autre de la Somalie, toutes deux dans des eaux souterraines du bassin de l'Oued Shebeli, dans sa partie calcaire crétacico-jurassique ; la mer s'étant progressivement retirée ici de l'ouest vers l'est au fur et à mesure de l'exondation du golfe somali, il est tout à fait plausible d'imaginer que le genre *Skotobaena*, d'origine marine, s'est adapté sur place à l'eau douce et à l'habitat souterrain où il vit aujourd'hui sous une forme manifestement relictuelle. Sa spécialisation, tant morphologique qu'écologique, ne peut être qu'ancienne puisqu'il occupe, dans le « groupe *Bathynomus* », une place tout à fait à part : le genre est en effet volvatiounel comme *Creaseriella* dans le « groupe *Cirolana* » et *Faucheria* dans le « groupe *Faucheria* » ; parmi les genres actuels connus, aucun d'ailleurs ne paraît assez proche des trois cités pour pouvoir en représenter un ancêtre identifiable.

En ce qui concerne les Cirolanidés cavernicoles américains, nous ne savons guère encore qu'en penser : on peut tout de même noter que leur répartition actuellement connue semble plus ou moins jalonner une aire téthysienne.

On devra prendre garde évidemment de ne pas attribuer nécessairement à une espèce l'âge même des dépôts sédimentaires dont elle habite les eaux souterraines : dans une région où les circulations karstiques sont nombreuses, des migrations souterraines demeurent possibles, voire vraisemblables : si le *Skotobaena mortoni* a été découvert dans des calcaires mésozoïques (grotte de Sof Omar), une autre

Source : MNHN, Paris

espèce se rencontre, en aval, dans l'Eocène : il est ici légitime d'imaginer que c'est une mer tertiaire en regression qui a abandonné le genre *Skotobaena* dans un réseau noyé littoral ou, en tous cas, son ancêtre. D'ailleurs, nous ignorons l'âge de la grotte de Sof Omar, évidemment beaucoup plus jeune que les calcaires dans lesquels elle se trouve creusée.

La distribution d'un genre souterrain d'Amphipodes nord-américains, *Stygonectes*, a fait l'objet de la part d'Holsinger (1967) de remarques intéressantes : il semble en effet que la pénétration d'un « *Stygonectes* » ancestral en eau douce se serait faite dès le début du Tertiaire, peut-être même dès la fin du Crétacé, et sur l'emplacement d'un golfe mississipien lagune-marin, à partir duquel se seraient effectuées les migrations ayant amené les *Stygonectes* jusque dans les Appalaches ou le Texas central (Ozark Plateau).

Sans doute ne sera-t-il pas toujours aisé, ni même possible, de séparer les répartitions de ce type (relation possible avec une régression marine) de celles qui pourraient se voir attribuées à l'action d'une dérive continentale : le premier cas concernera cependant le plus souvent des *endémismes plus ou moins accusés*, le second, des *disjonctions lointaines*.

3. *Distributions disjointes dont l'explication semble pouvoir faire appel à une translation intercontinentale.*

Évidemment, cette catégorie se verra plus aisément définie pour des formes terrestres (ou aquatiques mais souterraines) suffisamment archaïques pour pouvoir faire remonter avec quelque vraisemblance leur origine à un âge reculé, antérieur à une éventuelle dérive. Vandel a, à cet égard, insisté à plusieurs reprises sur le cas de certains Isopodes Oniscoïdes (cf. 1972, pp. 40-41 et sa communication au présent Colloque).

La distribution des *Thermosbaenacea* (région péri-méditerranéenne, Texas) pourrait relever d'une explication de cet ordre si l'origine du groupe est antérieure, comme on peut le penser, à l'ouverture de l'Atlantique moyen.

Le cas d'espèces cavernicoles sans doute, mais demeurées proches d'un littoral actuel est *a priori* plus complexe. Prenons celui d'un groupe de Crevettes de la famille des Atyidés, la série typhlatyienne (cf. Monod et Cals 1970, *passim*). Celle-ci comprend actuellement les cinq genres : *Antecaridina* Edmondson 1954 (Iles Lau, Fiji; Ile Europa, Canal de Mozambique; Ile Entedebir, Archipel Dahlak, Mer Rouge ; Hawaii) — *Spelaeocaris* Matyašič 1956 (Yougoslavie) — *Stygiocaris* Holthuis 1956 (West Australia) — *Typhlatya* Creaser 1936 (Mexique, Cuba, Porto Rico et Barbuda, Assencion, Galapagos [1]) — *Typhlopatsa* Holthuis 1956 (sud de Madagascar).

Bien entendu, la localisation plus ou moins littorale de la plupart des espèces en cause (fig. 1) pourrait inciter à admettre une pénétration (récente ?) à partir de la mer : c'est l'hypothèse envisagée pour le *Typhlatya galapagensis* par Monod et Cals (1970, p. 101) et cependant, on peut se demander si elle est bien justifiée.

En effet, on ne connaît aucun Atyidé franchement marin et l'origine du groupe semble devoir être recherchée au voisinage de la famille marine des Acanthéphyridés (Bouvier 1925, pp. 29-33) et certainement, vu le niveau morphologique de la séparation, à une période reculée. Nous savons peu de choses des Atyidés fossiles : on connaît un *Atyoida tremembeensis* Beurlen 1950, du Tertiaire du Brésil, État do São Paulo (p. 454, fig. 2) et un *A. rozoi* Beurlen 1950, probablement crétacé, de l'État de Bochia (p. 456, fig. 6), l'auteur supposant que le passage à l'eau douce a pu se faire « provavelmente no fim do Jurassico » (p. 457). Une « *Caridina* » serait connue de l'Oligocène de France. On n'oubliera pas cependant qu'à moins d'une conservation tout à fait exceptionnelle montrant certains détails d'appendices, les attributions génériques de Crevettes fossiles. Ceci dit, l'ancienneté de la famille des Atyidés n'a rien que de vraisemblable. Comment, dans ce cas, expliquer sa présence dans les îles dont certaines sont océaniques (Galapagos) et où la présence de terrains plus anciens que les laves récentes peut n'avoir pas été constatée. Il faut cependant rappeler qu'une île, même petite peut parfaitement représenter un éléments individualisé par la fragmentation d'un territoire préexistant : ce peut être le cas pour

1. *T.* « *nana* » Vandel 1964, p. 178 = *T. monae* Chace.

Source : MNHN, Paris

l'archipel Dahlak. En tous les cas, s'il faut admettre que les Atyidés cavernicoles « ne sont point d'origine marine » (Delamare-Deboutteville 1957, p. 61) — c'est à dire, en tous les cas, ne sont pas des immigrés marins récents — on sera tenté d'expliquer leur présence dans des habitats insulaires plutôt par des modifications d'ordre paléogéographique que par un passage local direct mer-eau douce : d'ailleurs dans cette dernière hypothèse, un cas comme celui d'*Antecaridina lauensis* évoqué plus loin, resterait incompréhensible.

En tous les cas, sur un schéma paléogéographique du Trias (fig. 1), la distribution des Atyidés cavernicoles actuellement connus peut s'expliquer par une origine marine ancienne.

Celle des *Phreatoicoidea* (fig. 1), elle résolument australe, représente un type exemplaire de répartition australe disjointe au cours des déplacements continentaux postérieurs à l'origine reculée de ce groupe dont la position demeure extrêmement à part à l'intérieur des Isopodes.

La famille des Atyidés est, dans l'ensemble, strictement d'eau douce : on connaît cependant certaines espèces tolérant une eau plus ou moins saumâtre, comme c'est le cas pour *Antecaridina lauensis* à l'Ile Europa et aux Iles Dahlak, pour *Halocaridina rubra* Holthuis 1963 aux Hawaii.

D'autre part, les genres de la série typhlatyienne sont à ce point voisins les uns des autres qu'il semble difficile d'imaginer entre eux une simple convergence plutôt qu'une communauté d'origine, à la fois phylétique et géographique, avec légère divergence ultérieure.

Il y a même une espèce, *Antecaridina lauensis* connue à la fois des Iles Fiji, de l'Ile Europa (Canal de Mozambique), des Iles Dahlak (Mer Rouge) et des Hawaii : ni une évolution séparée aboutissant trois fois à un résultat identique, ni un transport accidentel [1] ne semblent ici vraisemblables, mais si un foyer d'origine commune doit être envisagé, il ne peut guère l'être, on l'a vu plus haut (fig. 1), dans une géographie actuelle.

Ajoutons enfin que la présence côte à côte de plusieurs espèces souterraines n'implique nullement, bien entendu, une histoire commune : si dans le puisard d'Entebebir (Iles Dahlak) l'*Eriopisa longiramus* Stock et Nijssen 1965, pouvait, lui, représenter un élément d'origine marine récente, rien ne prouve qu'il en soit ainsi pour l'*Antecaridina lauensis* de cette même station. Une remarque analogue a été formulée à propos d'Amphipodes des karsts côtiers d'Istrie où les uns *(Hadzia)* pourraient provenir directement de la mer et les autres *(Niphargus)* avoir « transité par les eaux douces » (Ruffo et Krapp-Schickel 1969).

La seule conclusion possible à ces remarques cursives, et d'ailleurs relativement banales, est qu'au stade actuel de nos connaissances, face : 1° au caractère très imparfait de l'inventaire des faunes aquatiques souterraines pour trop de régions du globe et 2° à l'absence de fossiles ou, ce qui est peut-être plus grave encore, à l'incertitude extrême des identifications, il paraît sage de n'avancer qu'avec prudence en refusant l'attrait d'hypothèses séduisantes certes, mais trop souvent prématurées.

1. Même si des œufs d'Atyidés étaient transportables à longue distance (et par quel agent ?) il leur resterait ici à atteindre les eaux souterraines.

Source : MNHN, Paris

## BIBLIOGRAPHIE


Bertrand (J. Y.), 1974. — Recherches sur l'écologie de *Faucheria fauchsri* (Crustacés, Cirolanidés), thèse doct. 3e cycle, Univ. Paris VI, 1974, ronéo, 123 + X p., 30 fig., 2 pl.

Beurlen (K.), 1950. — Alguns restos de Crustaceos Decapodos d'agua doce fosseis no Brasil. *Ann. Acad. brasil. Cienc.*, 22, n° 4, pp. 453-461, fig. 1-7.

Bonnet (A.), 1956. — Les crustacés aquatiques cavernicoles et la paléogéographie de l'Oligocène. *Ier Congrès international de Spéléologie*, Paris 1953, III, pp. 55-59, 1 fig.

Botoşăneanu (L.) & (L. B.) Holthuis, 1970. — Subterranean shrimp from Cuba. *Trav. Inst. Spéol. " Emile Racovitza "*, Bucarest, IX, 1970, : 121-133, fig. 1-2.

Bouvier (E. L.), 1925. — Recherches sur la morphologie, les variations, la distribution géographique des Crevettes de la famille des Atyidés. Paris. *Encycl. entom.*, série A, n° IV, 370 p., 716 fig.

Bowman (T. E.), 1964. — *Antrolana lira*, a new genus and species of troglobitic cirolanid isopod from Madison Cave, Virginia. *Int. Journ. Speleol.*, I, 1-2, pp. 229-236, 50 (1) — 57 (8).

Chace, Fenner (A.) & Raymond B. Manning, 1972. — Two new Caridean Shrimps, One representing a new Family, from Marine Pools on Ascension Island (Crustacea, Decapoda ; Natantia). *Smiths. Cont. Zool*, 13, 1972, 18 p., 11 figs.

Chappuis (P. A.), 1927. — Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. 175 p., 70 fig. *in* : A. Thienemann, éd., *Die Binnengewässer*, III, Stuttgart.

Chappuis (P. A.), 1956. — Sur certaines reliques marines dans les eaux souterraines. *Ier Congrès International de Spéléologie*, Paris 1953, pp. 47-53.

Chopra (B.) & Tiwari (K. K.), 1949. — On a new genus of Phreatoicid Isopos from wells in Banares. *Rec. Ind. Mus.*, XLVII, 3-4, pp. 277-289, pl. XVII-XX.

Delamare-Deboutteville (C.), 1957. — Lignées marines ayant pénétré dans les eaux souterraines continentales. Un problème de biogéographie actuelle. *C. R. Soc. Biogéogr.*, n° 296-297, pp. 53-67.

Delamare-Deboutteville (C.), 1960. — Biologie des eaux souterraines et continentales. Paris. 740 p., 254 fig., 1 pl.

Dollfus (A.), 1889. — Description d'un Isopode fluviatile du genre *Iaera*, provenant de l'Ile de Florès (Açores). *Bull. Soc. zool. Fr.*, pp. 133-134.

Fischer (P. H.), 1940. — Notes sur les peuplements littoraux d'Australie. III. Sur la faune de la mangrove australienne. pp. 315-329 *in* : *Mém. Soc. Biogéogr., Paris*, VII, Répartition actuelle et passée des organismes dans la zone océritique.

Hedgpeth (J. W.), 1957. — Estuaries and Lagoons. II. Biological aspects. pp. 693-729 fig. 12-30, tabl. 2-8, pl. 2-3, in : *Geol. Soc. America*, Mem. 67, vol. 1.

Holsinger (J. R.), 1967. — Systematics, Speciation and Distribution of the Subterranean Amphipod Genus *Stygonectes* (Gammaridae). *Bull. U. S. Nat. Mus.*, 259.

Holthuis (L. B.), 1973. — Caridean shrimps found in land-locked saltwater pools at four indo-west Pacific localities (Sinai peninsula, Funafuti Atoll, Maui and Hawaii Islands), with the description of one new genus and four new species. *Zool. Verhandel.* Leiden, 128, 24 oktober 1973, 48 p., 13 figs., 7 pl.

Jeannel (R.), 1943. — Les fossiles vivants des cavernes. Paris, Gallimard. 321 p., 120 fig., 12 pl.

Monod (Th.), 1925. — La région de la Basse Seulle. Étude bionomique. *Trav. Sta. biol. Roscoff*, 74 p., 4 fig., 1 carte hors texte.

Monod (Th.), 1956. — Remarques sur *Anopsilana poissoni* Paulian et Delamare-Deboutteville 1956 (Crust. Isopodes). *Bull. I.F.A.N.*, série A, à paraître.

Monod (Th.), 1970. — Sur quelques Crustacés Malacostracés des Iles Galapagos récoltés par N. et J. Laloup (1964-1965. *in* : *Mission zool. belge Galapagos et Ecuador*, II, pp. 11-53, fig. 1-104.

Monod (Th.) & Cals (P.), 1970. — Sur une espèce nouvelle de crevette cavernicole : *Typhlatya galapagensis* (Decapoda Natantia, Atyidae). *in* : *Mission zool. belge Galapagos et Ecuador*, II, pp. 57-103, fig. 1-67.

Remane (A.) & Schlieper (C.), 1958. — Die Biologie des Brackwassers. 348 p., 139 fig., *in* A. Thiedemann, ed., Die *Binnengewässer*, XXII, Stutigart.


Source : MNHN, Paris

Ruffo (S.), 1956. — Lo stato attuale delle conoscenze sulla distribuzione geografica degli Anfipodi delle acque sotteranee e dei paesi mediterranei. *1er Congrès International de Spéléologie*, Paris 1953, pp. 13-37, fig. 1-10.

Stock (J. H.) & Nijssen (H.), 1965. — *Eriopisa longiramus*, n. sp., a new subterranean Amphipod from a Red Sea Island. *Bull. Sea Fish. Res. Sta. Haifa*, 38, pp. 28-39, fig. 1-6.

Tiwari (K. K.), 1958. — Nichollsidae, a new family of Phreatoicoidea (Crustacea, Isopoda). *Rec. Ind. Mus.*, LIII (1955), 1-2, pp. 293-295.

Tiwari (K. K.), 1958. — Another new species of Nichollsia (Crustacea, Isopoda, Phreatoicoidea). *Rec. Ind. Mus.*, LIII (1955), 3-4, pp. 379-381.

Vandel (A.), 1964. — Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles, Paris. XVII, 619 p., 80 fig., 11 pl.

Vandel (A.), 1972. — De l'utilisation des données biogéographiques dans la reconstitution des anciens visages du globe terrestre. *C. R. Acad. Sci.*, 274, pp. 38-41.

Vandel (A.), 1975. — Les Isopodes terrestres et le Gondwana. — Communication au XVIIe Congrès international de Zoologie, Monaco. Colloque nº 1 Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque. Mem. Mus. nt. Hist. Nat., sér. A, Zool., 88 : 107-112.

Source : MNHN, Paris

# MESOZOIC INTERCONTINENTAL RELATIONSHIPS AS EVIDENCED BY BATHYNELLID CRUSTACEA (SYNCARIDA : MALACOSTRACA)

par Horst Kurt Schminke

Le texte de la communication du Professeur H. K. Schminke a été retiré par son auteur ; ce mémoire a été publié séparément per la revue « Systematic Zoology », T. 23, nº 2, June 1974, pp. 157-164, figs. 1-5.

## DISCUSSION

*Intervention du Dr. F. Por.*

*Question* :

The finding of *one* specimen of *Parabathynella* in a brackish spring of the Jordan valley rises two problems :

1. Euryhalinity might be more frequent in the family than thought.
2. Colonisation of a post-mesozoic land like Israel would have been possible by using the marine — euryhaline way.

*Réponse du Dr. Schminke.*

The occurence of a species in a brackish spring is indeed interesting. But does it really actually live there ? So far only a single specimen has been found and it seems likely that this has been washed out from subterranean waters. The species in question according to the new system of the family belongs to the genus *Cteniobathynella*. All other known species of this genus inhabit freshwater. Further species from brackish environments like in the genus *Hexabathynella* are lacking so far. Also, if I recall correctly, you mentioned some time ago when we discussed this matter in private that there were indications that this particular spring might be fed from two different sources, one freshwater and the other saline.

As for the colonization of a post-mesozoic land like Israel by the marine — euryhaline way it cannot be denied that this could indeed have happened, but so far, I think, there is no convincing evidence to prove that this was actually the case. The colonization could also have taken place through the system of subterranean waters from areas bordering the newly emerging land.

*Intervention du Professeur Th. Monod*, soulignant le fait inexpliqué de l'absence de ce groupe de Crustacés en Amérique du Nord.

*Réponse du Dr. Schminke.*

L'absence de Bathynellacea en Amérique du Nord n'est, en effet, qu'apparente. Il semblerait que jusqu'ici on n'a pas encore assez cherché. Hier soir j'avais l'occasion de parler au Professeur Delamare-Deboutteville qui revient d'un séjour aux États-Unis. Il m'a raconté qu'il a fait des prélèvements, mais n'a pas trouvé de Bathynellacea. C'est curieux, mais nous étions d'accord pour penser que cela ne prouve rien. Au contraire nous étions convaincus qu'il doit y en avoir, il ne faut que continuer à les chercher. Mais je ne connais pas de collègues américains qui s'y intéressent.

Source : MNHN, Paris

# LES ISOPODES TERRESTRES ET LE GONDWANA

par Albert VANDEL *

## INTRODUCTION

L'exposé qui fait le sujet de notre communication se divise en trois parties :

1) Nous donnerons tout d'abord les raisons qui confèrent aux Isopodes terrestres ou Oniscoïdes la valeur d'excellents indicateurs biogéographiques.

2) Dans la seconde partie, nous démontrerons que les Isopodes terrestres ont pris naissance sur le Gondwana.

3) En dernier lieu, nous rechercherons quelles sont les voies suivies par les Oniscoïdes gondwaniens pour peupler les continents de l'hémisphère septentrional.

## LES ISOPODES TERRESTRES EN TANT QU'INDICATEURS BIOGÉOGRAPHIQUES

La plupart des Oniscoïdes peuvent être tenus pour d'excellents indicateurs biogéographiques. Cependant, une sélection préliminaire s'impose.

Bien entendu, nous éliminerons d'emblée les formes cosmopolites dispersées en suite des activités humaines, dans de vastes régions, voire dans le monde entier.

Les halophiles seront également écartés, car ils se répandent le long des côtes et parviennent à coloniser des contrées fort éloignées de leur lieu d'origine.

Cependant, la plupart des Oniscoïdes sont des formes sédentaires, dont les moyens de dispersion sont assez faibles. Les espèces les plus intéressantes pour le biogéographe sont les formes refoulées dans des lieux de refuge, tels que l'humus, la terre, et mieux encore les cavités souterraines. Les Oniscoïdes endogés ou cavernicoles sont si étroitement liés à leurs biotopes qu'ils ne sauraient s'en évader. Ce sont, pour reprendre la célèbre expression de Darwin, des « fossiles vivants ».

Notre sujet étant immense, il convient d'informer le lecteur des limites que nous avons assignées à notre exposé.

Parmi les terres gondwaniennes, nous ne retiendrons que l'Australie, la Nouvelle-Zélande et la Mélanésie ; et dans l'hémisphère septentrional, seules l'Asie et la région méditerranéenne seront évoquées.

L'information que nous possédons sur l'Amérique et l'Afrique n'est pas utilisable, car la systématique relative aux Oniscoïdes de ces deux continents n'a pas encore été révisée et accordée aux normes modernes.

Notre exposé sera donc limité ; mais, ce qu'il perdra en étendue, sera largement compensé par la solidité des arguments que nous présentons en faveur de nos thèses.

* Faculté des Sciences, Laboratoire de Zoologie, Toulouse, France.

Source : MNHN, Paris

## LES RÉPARTITIONS GONDWANIENNES

Les connaissances dont nous disposons aujourd'hui nous permettent d'affirmer que *tous les Oniscoïdes sont originaires des terres gondwaniennes.*

Il n'est point question de donner, dans cette brève communication, un exposé complet d'un sujet extrêmement vaste puisqu'il concerne le monde entier.

Cinq exemples seront sélectionnés pour démontrer le bien-fondé de notre thèse.

1) *Premier exemple.* — Si nous faisons abstraction des *Tylidae* (qui, en fait, appartiennent au sous-ordre des Valvifères) et des *Ligiidae*, formes halophiles, les Isopodes terrestres les plus primitifs que nous connaissons appartiennent à la tribu des *Synocheta*, terme introduit par J. J. Legrand pour désigner les Oniscoïdes dont les canaux déférents du mâle demeurent distincts sur toute leur longueur.

A la base des *Synocheta* prend place la famille des *Styloniscidae*. Dans un mémoire paru, voici vingt ans (1952), nous avons évoqué la répartition du genre *Styloniscus*, et nous l'avons illustrée, en présentant au lecteur une carte qui fait apparaître la distribution des espèces de ce genre dont aucune (sauf l'une d'elles, récemment découverte dans les grottes de Cuba) ne franchit l'équateur.

2) *Deuxième exemple.* — Il est relatif au genre *Deto*, l'un des représentants les plus importants et aussi l'un des plus typiques de la famille des *Scyphacidae*. Charles Chilton, dans un mémoire daté de 1915, avait évoqué la répartition de ce genre qui est typiquement gondwanienne. Les terres occupées par ce genre sont disposées en cercle autour du pôle sud. Ce sont l'Australie, la Tasmanie, la Nouvelle-Zélande, l'Amérique du Sud, l'Afrique du Sud et, enfin, les îles Saint-Paul et Amsterdam.

3) *Troisième exemple.* — Nous connaissons de façon précise l'origine des *Oniscidae*. Ils ont pris naissance dans l'hémisphère austral, où ils sont représentés par les genres *Hanoniscus* (Australie) et *Phalloniscus* (Nouvelle-Zélande).

4) *Quatrième exemple.* — Latreille avait fondé, en 1804, un genre *Philoscia* qu'il rapprochait du genre *Oniscus*. On doit reconnaître que cette conception ne s'est guère modifiée jusqu'à une date toute récente. La raison en est que les Philoscies peuplant l'Europe et l'Amérique du Nord sont peu nombreuses, et présentent des structures assez monotones.

Cependant, lorsque les isopodologues eurent à leur disposition des Philoscies provenant des pays équatoriaux et des régions australes, ils furent surpris par l'extraordinaire variété des « *Philoscia* ». Non seulement, ils décrivirent de nombreuses espèces, mais ils furent conduits à instituer de nouveaux genres, et même des groupements super-génériques.

C'est la raison pour laquelle l'auteur du présent rapport a institué, en 1952, une sous-famille d'*Oniscidae*, celle des *Philosciinae*. Aujourd'hui, c'est à dire vingt ans après cette première tentative de classification, l'auteur a pris l'initiative, en raison du foisonnement de nouveaux genres et de nouvelles espèces institués au cours des dernières années, d'élever ce groupe au rang de famille. Désormais, nous les désignerons sous le nom de *Philosciidae*.

Ce sont les terres gondwaniennes — Cuba, Amérique du Sud, Nouvelle-Zélande, Australie, Mélanésie et Afrique tropicale et méridionale — qui ont dévoilé la richesse en Philoscies.

Les carcinologistes ont créé, en ces dernières années, des dizaines de genres nouveaux et des centaines d'espèces inédites de *Philosciidae*, et cette liste est très certainement loin d'être close.

5) *Cinquième exemple.* — Le genre *Armadillo* fut institué par Duméril, en 1816. Au cours des ans, le nombre d'espèces s'est accru dans des proportions considérables. *Armadillo* est aujourd'hui intégré dans une famille des *Armadillidae*, divisée elle-même en plusieurs sous-familles qui comprennent des dizaines de genres et des centaines d'espèces.

Les *Armadillidae*, tout comme les *Philosciidae*, constituent un groupe austral. Dans l'hémisphère sud, ils occupent aussi bien les régions tempérées que la zone tropicale. Par contre, dans l'hémisphère nord, l'aire occupée par les *Armadillidae* ne dépasse point la limite des régions à climat méditerranéen.

Par ailleurs, nous pouvons affirmer, en toute certitude, que l'Australie est le lieu de naissance de la lignée armadillidienne. Car l'ancêtre des *Armadillidae*, c'est à dire le genre *Australiodillo*, qui n'a pas encore acquis la faculté de se rouler en boule, n'est représenté que par trois espèces, l'une provenant du Queensland, et les deux autres, de Lord Howe Island.

Source : MNHN, Paris

## LES VOIES SUIVIES PAR LES ONISCOÏDES POUR PEUPLER LES CONTINENTS DE L'HÉMISPHÈRE SEPTENTRIONAL

Les sujets traités dans les pages précédentes avaient été déjà évoqués par les isopodologues. Par contre, le thème qui fait l'objet de notre dernière partie appartient à un domaine à peu près vierge. Il concerne le trajet suivi par les Oniscoïdes gondwaniens, au cours de la migration qui leur a permis de coloniser l'hémisphère septentrional de notre globe.

Il est probable — et même, certain — que le mouvement migrateur que nous avons mis en évidence n'est pas unique, et que d'autres régions du globe ont été parcourues par de semblables déplacements de populations. Cependant, notre documentation est encore trop fragmentaire pour que nous puissions en faire état.

## LA GUIRLANDE INSULAIRE DU PACIFIQUE OCCIDENTAL

L'un des traits les plus remarquables de la région pacifique occidentale est cette longue chaîne d'îles et d'archipels qui s'étend sur plus de 100° de longitude. Elle est constituée par les Iles Aléoutiennes, l'Archipel nippon, Formose, les Philippines, les îles de la Sonde, Bornéo, les Célèbes, la Nouvelle-Guinée, les Archipels Bismarck et Salomon, les Nouvelles-Hébrides, la Nouvelle-Calédonie, l'Archipel Kermadec, la Nouvelle-Zélande, les îles Antipodes, Auckland, Campbell et Maequarie.

Or nous sommes aujourd'hui en mesure de pouvoir affirmer que les éléments de cette guirlande insulaire qui devaient être jadis réunis, a été l'une des voies les plus fréquentées par les migrateurs originaires de l'hémisphère austral qui se sont dirigés vers le nord. Cette longue route leur a permis d'atteindre les continents de l'hémisphère septentrional.

Nous choisirons pour prouver l'exactitude de notre thèse quatre exemples particulièrement significatifs.

*Premier exemple.* — Si l'on excepte les *Tylidae* (qui ne sont point d'ailleurs des *Oniscoidea*, mais des *Valvifera* adaptés à la vie terrestre) et les *Ligiidae*, formes imparfaitement émancipées du milieu aquatique, les Oniscoïdes que l'on doit tenir pour les plus primitifs sont représentés par les deux familles des *Styloniscidae* et des *Trichoniscidae*.

Dans un travail publié voici vingt ans (Vandel, 1952), nous avions opposé ces deux familles, tant sur le plan anatomique que sur le plan biogéographique. La rigueur de cette antinomie nous paraît aujourd'hui excessive.

Les différences anatomiques sont d'ordre quantitatif, mais non qualitatif. La musculature qui commande les mouvements de l'endopodite du premier pléopode mâle est plus développée chez les *Styloniscidae* que chez les *Trichoniscidae*, mais le modèle demeure le même.

Rien ne s'oppose donc à ce que l'on envisage la dérivation des *Trichoniscidae* à partir des *Styloniscidae*, en suite de la réduction de certains faisceaux musculaires commandant les appendices copulateurs.

D'ailleurs, la structure des appareils copulateurs mâles est parfois très semblable chez les *Styloniscidae* et les *Trichoniscidae*. C'est le cas pour deux genres qui seront à nouveau évoqués, dans notre comparaison biogéographique. Ce sont les genres *Clavigeroniscus* (Styloniscidae) et *Hyloniscus* (Trichoniscidae).

Dans ces deux genres, l'endopodite du second pléopode mâle est uniformément cylindrique ; il se termine par une extrémité dont la structure est complexe. Il s'agit d'un organe d'apposition et non d'intromission.

Envisageons maintenant la répartition géographique des deux lignées trichoniscienne et styloniscienne. Nous avons évoqué, dans notre mémoire de 1952, la répartition des *Trichoniscidae*. A l'époque, des représentants de cette famille étaient connus en Amérique du Nord, dans certains archipels atlan-

Source : MNHN, Paris

tiques, en Europe, et dans les terres ceinturant la Méditerranée. Depuis lors, le grand biospéologue japonais, Shin-Ichi Uéno et son équipe, ont découvert des représentants de la famille des *Trichoniscidae* dans les grottes japonaises.

Les deux espèces récoltées appartiennent au genre *Hyloniscus* (*H. uenoi* et *H. unidentatus*). Tous les autres représentants de ce genre sont cantonnés, à l'exception d'une espèce expansive, *H. riparius* (Koch), dans la moitié septentrionale de la région balkanique. On ne saurait guère douter que cette répartition fragmentée soit la conséquence de la période glaciaire qui a détruit, en grande partie, la faune sibérienne.

Tournons maintenant nos regards vers la série styloniscienne. Toutes les espèces du genre *Styloniscus* sont cantonnées dans l'hemisphère austral (à l'exception d'une espèce récemment découverte dans une grotte de Cuba).

Cependant d'autres représentants de la famille des *Styloniscidae* présentent une répartition différente. C'est le cas du genre *Clavigeroniscus* dont les quatre espèces, décrites jusqu'à ce jour, sont exactement réparties le long de l'Équateur : Amérique tropicale, Afrique tropicale et Mélanésie.

Seule l'espèce mélanésienne *Cl. mussani* concerne notre propos. Elle est commune en Nouvelle-Guinée et dans les Archipels Bismarck et Salomon.

Nous avons dit que les pléopodes copulateurs mâles des deux genres *Clavigeroniscus* (Styloniscidae) et *Hyloniscus* (Trichoniscidae) sont construits sur le même type. C'est pourquoi nous pouvons reconnaître, avec une certaine vraisemblance, une parenté phylétique entre *Clavigeroniscus* et *Hyloniscus*. Ainsi se dessine le trajet d'une migration qui, partie de la Mélanésie aurait gagné l'archipel nippon, tandis qu'une autre lignée, se dirigeant vers l'ouest, aurait atteint l'Europe orientale. Bien sûr il ne reste, de ce trajet que, quelques stations largement dispersées. Cependant, l'orientation du mouvement de migration peut être aisément reconnue.

*Second exemple.* — Notre second exemple est emprunté à la famille des *Philosciidae*. Il se rapporte au genre *Papuaphiloscia*, institué, en 1970, par l'auteur du présent rapport. Ce genre comprend, dans l'état actuel de nos connaissances, neuf espèces dont voici la répartition : Nouvelle-Zélande, Archipel Salomon, Archipel Bismarck, Nouvelle-Guinée, Archipel Riou-Kion. Les représentants de ce genre occupant donc la totalité de l'arc insulaire qui s'étend de la Nouvelle-Zélande au Japon.

*Troisième exemple.* — Notre troisième exemple se rapporte également aux représentants de la famille des *Philosciidae*. Il complète, de façon très heureuse, le cas précédent, en faisant apparaître la bifurcation fondamentale de la migration qui, partie des régions australes, est parvenue dans l'hémisphère septentrional.

Le genre *Chaetophiloscia* a été institué, en 1908, par le grand isopodologue Allemand K. W. Verhoeff. Il classait dans cette nouvelle unité systématique plusieurs espèces méditerranéennes.

Il ignorait, à l'époque, que sa découverte représentait le terme ultime d'une longue migration qui, ayant son point de départ dans les terres australes, s'est achevée dans le domaine méditerranéen.

La systématique moderne a reconnu que le genre *Chaetophiloscia* fait partie d'un groupe de Philoscies, fort bien caractérisé par l'excentricité du *nodulus lateralis* IV. Ces Philoscies ont été rassemblées en un « groupe chaetophilosciens ».

La connaissance de ce groupe est due en grande partie à l'auteur du présent mémoire, qui a eu l'heureuse fortune de disposer d'un matériel abondant d'Oniscoïdes provenant de la région pacifique. Cette étude l'a conduit à créer de nouveaux genres (*Isabelloscia, Verhoeffiella, Papuaphiloscia* et *Leucophiloscia*), ayant tous en commun un *nodulus lateralis* IV excentrique. Or, ces genres sont tous propres à la région pacifique occidentale comprise entre la Nouvelle-Calédonie et l'archipel nippon.

Ainsi on ne saurait douter que les ancêtres du genre *Chaetophiloscia* soient originaires de la région pacifique. Ils auraient émigré vers le nord, et auraient atteint l'équateur. A ce niveau, le courant migrateur se serait scindé en deux branches, l'une poursuivant sa marche vers le nord aurait atteint l'archipel nippon ; l'autre branche se serait infléchie vers l'ouest, pour gagner la région méditerranéenne. Il est regrettable que les étapes intermédiaires de cette immense migration nous demeurent inconnues. Il faut en chercher la raison dans l'ignorance, à peu près complète, où nous demeurons quant aux Philoscies peuplant l'Inde et l'Indochine. Cette hypothèse reçoit cependant quelques soutiens dûs à la répartition des *Armadillidae*.

Source : MNHN, Paris

*Quatrième exemple.* — Notre quatrième exemple porte sur la famille des *Armadillidae*. Pour retracer les migrations effectuées par cette famille d'Oniscoïdes, nous sommes obligés de faire appel à deux genres différents. N'oublions pas que le temps a été un grand destructeur. Le monde animal que nous connaissons est, comme l'habit d'Arlequin, formé de pièces et de morceaux.

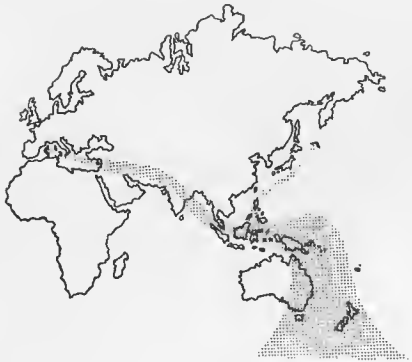
Le genre *Hybodillo* comprend quatre espèces. L'une, *australiensis* est une forme naine (2 mm.) découverte dans une grotte de l'Australie occidentale qui se situe aux environs d'Augusta. Cette espèce peut être tenue pour une rélicte gondwanienne.

Une autre espèce, *H. pygmaeus* a été récoltée à Valoka (Cape Hoskins) en Nouvelle-Bretagne. C'est une forme encore plus petite que la précédente ; elle mesure 1,25 mm. Elle est complètement dépigmentée et anophthalme. Elle mène une vie endogée dans la forêt primaire.

Les deux autres espèces du genre *Hybodillo* sont de taille un peu plus grande (3-3,5 mm.) ; elles sont pigmentées et oculées. L'une *(colocasiae)* a été récoltée à Java ; l'autre *(jubatus)* à Sumatra. Ainsi la lignée armadillidienne a atteint l'équateur.

Cependant, la migration armadillidienne s'est poursuivie plus loin encore. Et, n'est-il pas piquant de faire remarquer que le premier représentant de la famille des *Armadillidae* qui fut décrit — *Armadillo officinalis* Dumeril, 1816 — est celui qui marque le terme de la migration armadillidienne ; cette espèce peuple, non seulement, toutes les terres baignées par la Méditerranée, mais elle a colonisé les rivages atlantiques du Maroc et du Portugal.

Il n'en reste pas moins, qu'une immense lacune sépare les représentants indonésiens de la famille des *Armadillidae*, et le peuplement méditerranéen. Elle n'est comblée que par la récolte d'une espèce du genre *Armadillo* (*A. elevatus* Verhoeff) à Madras. Toutefois, il convient d'ajouter que la faune isopodique de l'Inde et de la presqu'île indochinoise est si mal connue que l'on peut s'attendre à la découverte d'autres représentants du genre *Armadillo* ou de formes affines dans l'Asie méridionale.



Source : MNHN, Paris

## CONCLUSION

En dépit d'immenses lacunes qui sont dues, les unes à l'état encore très imparfait de nos connaissances — les autres, à la disparition de beaucoup d'espèces animales, dont l'homme est l'un des principaux responsables — il nous est possible de reconstituer, au moins approximativement, les grands axes de migration des Oniscoïdes. Nous avons tenté de représenter sur une carte les voies suivies par les Oniscoïdes au cours de leurs migrations. Nés sur des terres australes, ils se sont dirigés tout d'abord vers le nord et ont atteint les régions équatoriales. A ce niveau, le courant migrateur s'est scindé en deux branches : l'une remontant vers le nord, en suivant la côte pacifique de l'Ancien Continent ; l'autre, s'infléchissant vers l'ouest, et gagnant, après avoir traversé la péninsule indienne, la région méditerranéenne.

Source : MNHN, Paris

## DISCUSSION

*Intervention du Professeur R. F. Laurent.*

Le Professeur Vandel a raison de souligner le fait que bien des animaux subissent les migrations des continents à la dérive, plutôt que d'effectuer ces migrations eux-mêmes. C'est le cas de formes mal douées au point de vue locomotion: Isopodes terrestres évidemment, Insectes aptères, Myriapodes, Reptiles et Batraciens fouisseurs. Les Batraciens en général doivent difficilement survivre à une traversée océanique, puisqu'ils ne supportent guère le contact avec l'eau salée.

*Intervention du Professeur Th. Monod*, sur l'importance des changements éco-climatiques et des changements de « maison » comme facteurs de migration.

*Intervention du Professeur Kosswig.* (Hambourg)

Le genre non nié *Pseudisolabis* (Dermaptères) montre une distribution correspondante excellement aux exemples donnés par le Professeur Vandel : Nouvelle-Zélande — Australie — Inde — Anatolie méridionale. Peut-être *Pseudisolabella gracca* de la Grèce décrite par Verhoeff est un représentant de la même série phylogénétique en Europe. En outre l'écologie des deux groupes montre des similitudes.

*Intervention du Professeur R. Dollfus*

Les oiseaux dans leurs migrations, peuvent transporter des *Oniscoïdes* roulés en boule dans leur tube digestif. Ceux-ci ne sont pas toujours digérés et peuvent être rejetés vivants dans les matières fécales.



Source : MNHN, Paris

# ÉLÉMENTS ANCIENS DE L'ENTOMOFAUNE NÉOTROPICALE : SES IMPLICATIONS BIOGEOGRAPHIQUES

par Gonzalo HALFFTER *

Escuela nacional de Ciencias Biologicas
Instituto Politécnico Nacional
Mexico 17, D. F.

## INTRODUCTION

Nous espérons présenter dans ce travail une théorie cohérente des éléments et des mécanismes qui sont intervenus dans la formation de l'entomo-faune néotropicale actuelle et dans celle des groupes qui en sont dérivés et se sont répandus dans la zone de transition mexicaine et dans les États-Unis. Les mécanismes biogéographiques que nous analysons ici ne sont pas, cela va sans dire, réservés exclusivement aux Insectes. Les mêmes considérations peuvent s'appliquer à n'importe quel groupe de plantes ou d'animaux anciens, c'est à dire ayant leurs caractères morphologiques essentiels déjà établis avant le Cénozoïque.

Nous désirons dépasser dans notre exposé la longue controverse qui oppose les partisans et les adversaires de la dérive continentale ; à cette confrontation, au caractère de polémique biogéographique, doivent se substituer des hypothèses de synthèse.

La théorie de la dérive des continents fournit actuellement un vaste champ d'étude pour la géophysique. Laissons la discussion de ses mécanismes à cette science et essayons, nous, les zoologistes, de trouver une explication complète à la formation de la faune américaine actuelle et à ses relations passées avec la faune des autres continents. Dans ce but nous baserons nos hypothèses sur autant de dates connues que possible (zoologiques, botaniques, paléontologiques, géologiques, etc..) en prenant soin de n'introduire que le minimum de distorsion subjective. Tel est notre objectif en essayant de présenter une théorie de synthèse qui réunisse deux points de vue : les possibilités biogéographiques dérivées des contacts gondwaniens et des routes d'émigration qui en découlent afin d'expliquer une série de similitudes dans des ensembles faunistiques que de nombreux caractères font considérer comme anciens ; et également les rapports et les concepts que Simpson et ses successeurs ont établis pour la zoogéographie de l'Amérique durant le Cénozoïque.

Il nous faut reconnaître que le groupe d'auteurs qui débute avec Matthew et culmine avec des figures comme Simpson, Darlington et Mayr a fourni un énorme apport d'idées et d'informations, bien que nous ne soyons pas toujours d'accord avec leurs hypothèses sur la distribution des groupes anciens. Tous ces savants ont apporté une brillante contribution à la Zoogéographie, probablement la plus importante dans les décennies quarante et cinquante de notre siècle. Ce groupe n'a jamais prétendu constituer une École avec l'unité de concepts que ce terme implique. Tous ces auteurs ont cependant beaucoup de points communs : ils n'admettent pas l'influence des contacts gondwaniens sur les affinités biogéographiques de la faune actuelle et ne prennent donc pas en considération dans leur

*. Professeur Titulaire SEDICT-COFAA. Instituto Politécnico Nacional, México.

Source : MNHN, Paris

argumentation paléogéographique l'hypothèse de l'existence du continent de Gondwana et de sa fragmentation et dérive ultérieures. Ils considèrent que la distribution actuelle des continents peut expliquer *totalement* le passé de la dispersion des groupes d'animaux actuels, et, ce qui n'est pas la caractéristique la moins importante, ils emploient les Vertébrés comme sujets de leurs analyses zoogéographiques. Reig (1968) groupe ces auteurs sous la dénomination de *courant holarcticiste*.

Nous comprenons les inconvénients que présente la réunion sous une dénomination commune d'un ensemble de personnalités scientifiques qui ont toutes fourni des contributions originales de première importance et qui ne suivent pas toujours les mêmes concepts ; le plus hétérodoxe de ces auteurs est peut-être le plus brillant d'entre eux : Darlington. Toutefois on trouve beaucoup de notions communes dans leurs raisonnements zoogéographiques et quand nous essayons de les mettre en valeur nous employons alors le terme de courant holarcticiste.

Comme la famille des Scarabaeidae représente le groupe d'animaux pour lequel nous avons une connaissance taxonomique directe, beaucoup de nos exemples sont pris parmi ces Coléoptères, ce qui ne veut pas dire que la valeur de nos conclusions soit limitée aux seuls Scarabaeidae ; ceux-ci figurent uniquement comme exemples typiques de phénomènes généraux.

## ORIGINES DE LA FAUNE NÉOTROPICALE

Étant donné que nous désirons exposer un ensemble d'hypothèses et de déductions constituant une théorie propre tout en tenant compte des limitations d'extension, nous nous voyons obligés d'employer un ton catégorique et synthétique et de réduire au minimum les exemples et les références bibliographiques. Nous nous en excusons d'avance. Le lecteur qui désirerait connaître la littérature qui nous a servi de base la trouvera, en grande partie, dans de récents travaux de synthèse : Udvardy (1969), Reig (1968), Rapoport (1968), qui complètent le traité classique de Darlington (1957) ainsi que son livre postérieur sur les faunes australes des continents du Sud (1965).

### 1. — Définition de quelques termes

La Zoogéographie est une science jeune avec une terminologie en formation. Très souvent les discussions naissent de simples différences sémantiques. Nous considérons donc comme opportun de préciser quel sens nous accordons à certains termes.

*Faune. — Ensemble d'animaux qui habitent une aire déterminée.* L'extension de l'aire est variable, allant d'une montagne à une région zoogéographique, mais elle devra toujours avoir des limites géographiques précises. Les animaux intégrés dans une faune ne doivent pas forcément avoir une origine ou une histoire biogéographique communes. Le fait de former une faune indique uniquement qu'ils coexistent en un espace déterminé pendant une période de temps précise.

*Horofaune et cénocron.* — Le terme horofaune est proposé par Hobart M. Smith (1949 : 220), celui de cénocron par Osvaldo Reig (1962, 1968 : 218). Ces deux termes sont en grande partie équivalents, quoique le deuxième comprenne aussi bien animaux que végétaux. Nous considérons comme horofaune ou cénocron *l'ensemble des organismes ayant pour origine une aire déterminée, coexistant pendant un laps de temps prolongé, et ayant pour cette raison une histoire biogéographique commune.*

Cette définition n'implique pas une origine absolument synchronique et sympatrique, mais suppose une évolution parallèle dans les mêmes conditions biogéographiques : arrivée d'immigrants compétitifs, grands changements climatiques, possibilités d'immigration, etc ; et l'aire commune d'origine n'est pas forcément le lieu où tous, ou chacun des groupes évoluèrent, mais l'aire géographique où l'ensemble des éléments autochtones aussi bien qu'immigrants se sont intégrés.

Une certaine différence peut néanmoins être établie entre l'horofaune et le cénocron. Smith emploie le terme d'horofaune pour des ensembles plus grands, formés en aires de la dimension d'un

Source : MNHN, Paris

continent et qui ont développé leurs caractéristiques pendant des millions d'années d'évolution conjointe. Nous employons ce terme dans le même sens. Nous utilisons cénecran pour des ensembles plus sympatriques et synchroniques.

*Région et sous-région.* — *Portions de la surface terrestre, géographiquement limitées, où habite une faune caractéristique*, qui n'a pas forcément une origine, ni une histoire biogéographique communes, mais qui forme actuellement un conglomérat distinct d'autres conglomérats équivalents.

*Schéma de dispersion.* — Pour ce terme que nous avons déjà employé dans des travaux antérieurs (Halffter, 1962 ; 1964a : 59-60 ; 1964b : 45-60 ; 1965 : 5-7) nous proposons la définition suivante : *distribution actuelle d'un cénocron*. Ce n'est donc pas une simple moyenne d'aires de dispersion, ni un terme à signification à base géographique comme celui de région ; c'est la forme qu'adoptent les aires de dispersion d'un ensemble d'animaux originaires d'une partie déterminée de la terre, qui ont évolué ou immigré dans une même période géologique et qui, dans de larges limites, sont soumis aux mêmes pressions écologiques.

## II. — Origine des faunes américaines. Énoncé du problème.

Même si quelques aspects particuliers permettent plus d'une interprétation, l'origine et la formation de la faune de l'Amérique du Nord présentent une perspective assez claire dans leurs traits principaux. En ce qui concerne les Vertébrés, l'apport des immigrations successives venant de l'Ancien Continent, avec l'établissement d'un échange inégal entre l'Eurasie et l'Amérique du Nord est évident ; l'importance des éléments d'origine sud-américaines semble être moindre et limitée au sud des États-Unis dans son extension vers le nord. Pour les Insectes la situation présente des analogies, mais l'apport des éléments sud-américains semble avoir été beaucoup plus grand comme quantité et l'importance de la pénétration vers le nord supérieure. Il y a eu en effet deux grandes vagues de migrations : une première qui constitue l'élément ancien d'origine sud-américaine, pré-éocénique, de la zone de transition mexicaine (ce que nous avons nommé schéma de dispersion dans le Haut Plateau) et une deuxième, récente, qui pénètre en Amérique du Nord depuis la fin du Pliocène. La pénétration de cet élément moderne est restreinte à la partie sud des États-Unis ; il en est de même pour les Vertébrés qui commencèrent à se répandre vers le nord à la même époque.

Les diverses théories élaborées pour expliquer l'origine de la faune sud-américaine présentent des différences marquées. On a beaucoup discuté sur l'origine des éléments anciens qui forment une partie de cette faune ; cette origine continue du reste à représenter un des problèmes zoogéographiques qui pose le plus de points d'interrogation. Les principaux points discutés sont :

1) Origine géographique des groupes d'immigrants. Quelles routes ont-ils suivies pour arriver en Amérique du Sud ? Autrement dit : Quelles sont les origines des grands groupes d'animaux et comment sont-ils arrivés en Amérique du Sud ? Et, très souvent aussi, à quelle époque ?

2) Quelle est l'importance de l'élément évolué « in situ » en Amérique du Sud ? Existe-t-il des grands troncs faunistiques ayant leur origine en Amérique du Sud et n'étant pas seulement de simples dérivés des groupes du Vieux Continent, originaires de celui-ci et développés dans des conditions d'isolement ?

3) Est-ce que tous les Vertébrés présentent les mêmes schémas d'immigration et d'évolution postérieure dans des conditions d'isolement que ceux qui ont été établis pour les Mammifères ?

Les diverses hypothèses formulées pour répondre à ces questions ainsi qu'à d'autres qui en découlent, peuvent être groupées en trois ensembles dont l'exposition synthétique est la suivante :

1) *Courant holarcticiste.* — La faune sud-américaine est formée à la base à partir d'immigrants du Vieux Monde, arrivés en Amérique du Sud en passant par l'Amérique du Nord et l'Amérique Centrale, qui ont évolué dans des conditions d'isolement pendant de longues périodes géologiques, ce qui a déterminé ses caractéristiques très particulières. L'École holarcticiste construit ainsi une théorie zoogéographique très convaincante car elle s'appuie sur les distributions des animaux actuels et fossiles, ainsi que sur des schémas évolutifs et géologiques bien définis, basés dans la plupart des cas sur des preuves abondantes. D'autre part elle montre quelques lacunes graves, parmi lesquelles celle de s'appuyer exclusivement sur la distribution des Vertébrés, Mammifères et Oiseaux surtout.

Source : MNHN, Paris

Les auteurs qui suivent ce courant, sauf l'exception remarquable de Darlington, (1965), n'analysent pratiquement pas les possibilités et les problèmes que pose la distribution de groupes plus anciens, comme celui des Insectes. Ils admettent d'autre part, comme un véritable « Acte de Foi », que la géographie de la Terre est restée la même depuis les temps mésozoïques, subissant uniquement les modifications dûes à des régressions ou à des transgressions marines.

Selon le courant holarcticiste la présence en Amérique du Sud de groupes qui se trouvent aussi en Afrique et en Australie et qui manquent dans l'hémisphère nord, s'explique comme une distribution relicte. Il s'agirait là de survivances de distributions plus étendues, provenant des centres holarctiques que Darlington (1957) place dans les régions tropicales du Vieux Monde. Les auteurs qui partagent cette conception excluent l'existence possible des anciennes routes d'émigration directe entre les terres de l'hémisphère sud, avec répercussion sur la distribution des animaux actuels. Ils rejettent les terres australes, Australie, Nouvelle-Zélande, Afrique du Sud et Amérique du Sud, comme centres primaires d'évolution des groupes zoologiques, ou ne leur accordent qu'une importance secondaire. Ces idées furent exprimées comme une théorie dans l'œuvre de Matthew : « Climate and Evolution » (1915) et développées ensuite par une série de brillants biologistes : Dunn, Simpson, Noble, Schmidt, Darlington, etc.

2) Une autre interprétation, opposée au courant holarcticiste, suppose, pour la faune sud-américaine, une origine et des affinités hétérogènes à prépondérance australe. Sans exclure les immigrations d'origine holarctique, elle accorde une importance prépondérante à l'évolution « in situ » des groupes autochtones ainsi qu'à la migration par les routes australes directes. Celles-ci représentent, pour quelques auteurs, des ponts inter-continentaux (proposés sans bases ni arguments géologiques et géophysiques). Pour d'autres auteurs ces migrations auraient été possibles, soit grâce aux anciens contacts entre les continents du sud en supposant l'existence d'un conglomérat continental austral primitif ou Gondwana, soit par des routes antarctiques, avec une disposition géographique peu différente de l'actuelle, mais dans des conditions climatiques beaucoup plus bénignes durant le Mésozoïque et le Cénozoïque Inférieur et Moyen.

La plupart des auteurs qui ont soutenu la possibilité des migrations australes directes ont travaillé sur des Arthropodes, surtout des Insectes, d'autres Invertébrés, ou bien des Vertébrés fossiles du Permien et du Mésozoïque, c'est à dire sur des groupes zoologiques anciens. Selon eux, l'existence d'un grand ensemble de groupes d'animaux partagés entre l'Amérique du Sud et d'autres terres australes, à l'exclusion de l'hémisphère nord, serait la conséquence d'une origine et d'une distribution australes et non d'un reste périphérique d'une grande distribution holarctique.

Il ne convient pas de réunir dans un seul ensemble théorique tous les auteurs qui ont envisagé l'existence de migrations directes entre les terres du Sud. *Il n'y a rien de commun* en effet entre ceux qui tracent joyeusement de très longs ponts inter-océaniques pour expliquer le partage d'un taxon entre deux continents et ceux qui, se basant sur des données géologiques, paléontologiques et biogéographiques, ont proposé la distribution gondwanienne des groupes austraux, ou bien ont soutenu l'idée de la migration à travers les terres antarctiques dans des conditions climatiques différentes des actuelles.

3) Un troisième type de théorie permettant d'expliquer l'origine des faunes sud-américaines résulte de la confrontation et de la synthèse dialectique des deux théories précédentes. Dans une certaine mesure, quelques auteurs des groupes précédemment mentionnés ont été moins catégoriques et ont admis la possibilité de concepts d'un autre genre ; cependant aucun de ces auteurs de jugement plus large, et Darlington (1965) en particulier en est le meilleur exemple pour le courant holarcticiste, n'a essayé de faire la synthèse de ces deux positions. Cette synthèse est pourtant indispensable, étant donné que les théories de chacun des deux groupes expliquent des faits différents ne s'excluant pas réciproquement, surtout si l'on fixe avec précision les limites dans lesquelles ils sont valables, en particulier les périodes de temps géologiques. Cette synthèse est également devenue indispensable par suite des progrès des connaissances géophysiques et géologiques sur le continent de Gondwana et la dérive continentale.

Dans des travaux antérieurs (1964a, 1964b, 1965) nous avons établi la possibilité de cette synthèse. Les raisonnements originels sont basés sur les contrastes que montre la zone de transition mexicaine dans la distribution des Vertébrés, principalement des Mammifères et celle des Insectes, ainsi

Source : MNHN, Paris

que sur les évidences indiquant la presence de cénocrons différents [1] et sur les affinités gondwaniennes d'une partie considérable des Insectes sud-américains ; ils sont maintenant élargis dans la théorie que nous proposons dans ce travail, qui représente en effet la continuation, avec plus d'éléments, de la position maintenue depuis 1964.

Dans les travaux mentionnés, nous avions déjà soutenu qu'on ne doit pas établir une opposition entre la distribution gondwanienne de groupes anciens et l'origine d'une bonne partie des Vertébrés sud-américains à partir d'émigrants holarctiques, mais qu'au contraire ces notions doivent se compléter. Ces deux phénomènes biogeographiques correspondent à des périodes géologiques et à des conditions paléogéographiques différentes et affectent des ensembles faunistiques, ou herofaunes, différents également. Les possibilités d'émigration par des routes gondwaniennes sont limitées à des groupes d'animaux dispersés au plus tard au Crétace ou Cénozoïque Inférieur ; les possibilités de dispersion par les routes de l'extrême sud sont restées ouvertes jusqu'à l'Eocène, mais devaient présenter de grandes difficultés par suite des conditions paléoclimatiques qui ne permettaient uniquement, à cette époque, que les migrations des animaux de climat tempéré-froid. Les explications de la théorie gondwanienne deviennent absurdes pour des animaux plus récents, post-éocéniques, pour lesquels la distribution des restes fossiles et l'histoire évolutive laissent supposer une origine située dans la masse continentale du Vieux Monde et une émigration postérieure vers les continents du sud, à travers l'Amérique du Nord et l'Amérique Centrale dans le cas de l'Amérique du Sud.

Un autre essai de synthèse est celui d'Osvaldo Reig, dans un excellent travail publié en 1968, qui analyse le peuplement en Vertébrés Tétrapodes de l'Amérique du Sud. Nous utilisons beaucoup les dates de Reig dans la présentation qui va suivre de notre propre théorie. D'autres auteurs qui tendent également vers une position de synthèse sont Udvardy dans les aspects historiques de son livre « Dynamic Zoogeography » (1969) et Rapoport (1968).

## III. — Exposition de la Théorie de Synthèse.

§ 1) Jusqu'au Jurassique Moyen une faune essentiellement gondwanienne évolue en Amérique du Sud.

Il existe de nombreux groupes d'Insectes dont les aires de dispersion actuelles pourraient s'expliquer d'une meilleure manière en supposant une distribution gondwanienne ancienne (voir les références des différents travaux dans Rapoport, 1968). Ces Insectes montrent des affinités gondwaniennes au niveau de la tribu ou de la sous-tribu et présentent des genres différents dans les continents du Sud ou dans une partie de ceux-ci.

En Amérique les groupes que nous considérons comme ayant une distribution gondwanienne manquent généralement dans le continent du Nord. Quand ils existent (ce phénomène sera discuté en détail plus loin) leur présence peut s'expliquer facilement comme conséquence de l'une, ou des deux grandes expansions de l'entomofaune sud-américaine vers le nord : l'expansion ancienne, pré-éocénique, ou l'actuelle, de la fin du Pliocène — commencement du Pléistocène jusqu'à nos jours.

En général, à l'exception d'expansions secondaires qui ont laissé quelques restes fossiles ou ont influencé en une petite mesure la composition de la faune actuelle, l'absence des groupes gondwaniens dans les grandes masses continentales du Nord est accompagnée d'un développement parallèle des groupes holarctiques, écologiquement similaires qui se sont étendus à l'occasion vers les continents du Sud. Ainsi, en Afrique, et dans une moindre mesure, en Inde, ces groupes holarctiques ont eu un large développement et ont décimé les groupes gondwaniens qui ne possèdent plus actuellement que des représentants rares et dispersés. La pénétration beaucoup plus restreinte, ou nulle, des groupes

1. Sur le Haut plateau mexicain, par exemple, on trouve des groupes d'insectes d'origine sud-américaine ancienne ayant subi une évolution secondaire « in situ », jointe à une faune de vertébrés formée par des éléments des herofaunes anciennes du nord et spécialement holarctiques (dans le sens de DUNN (1931) et SMITH (1949)), c'est-à-dire des vertébrés dont l'origine évolutive se situe dans le Vieux Monde et qui ont émigré vers l'Amérique du Nord, les uns vers la moitié, les autres vers la fin du Cénozoïque.

Source : MNHN, Paris

d'origine holarctique en Amérique du Sud et en Australie est une des raisons qui expliquent la plus grande richesse actuelle de ces régions en éléments gondwaniens ; l'Amérique du Sud a même été le lieu d'évolution d'éléments qui ont envahi le Nord par la suite.

Dans notre groupe-exemple, la sous-famille des Scarabaeinae, les tribus les plus importantes, Coprini et Scarabaeini, comprennent des sous-tribus clairement gondwaniennes (Dichotomina et Canthonina) et des sous-tribus écologiquement équivalentes, développées dans le nord, et à présent dominantes dans les régions tropicales du Vieux Monde : l'Afrique et l'Inde, comme Coprina et Scarabaeina. (voir une analyse dans l'Appendice 1). Le remplacement est net : les Coprina jouent sous les tropiques de l'Ancien Continent le rôle des Dichotomina et les Scarabaeina celui des Canthonina. Il y a quelques Dichotomina et Canthonina en Afrique, mais qui sont surclassés par la faune dominante des sous-tribus propres aux régions tropicales du Vieux Monde. De façon un peu moins marquée, le même phénomène se répète dans l'Inde.

Il est important de signaler deux points en relation avec les Scarabaeinae gondwaniens de l'Amérique du Sud :

1) Il existe plusieurs sous-tribus exclusivement américaines (Eucraniina, Phanaeina, etc. et la tribu Eurysternini) dont l'origine et les affinités semblent être clairement gondwaniennes ; un phénomène d'une importance égale ne peut se signaler dans aucun des autres continents du Sud pour cette sous-famille. Toutefois il est très possible que nous ayons de sérieuses lacunes dans la connaissance de la faune de l'Australie et des îles du Pacifique et qu'une étude plus poussée montrera peut-être l'existence de groupes gondwaniens restreints ; nous parlons, bien entendu, aux niveau supra-génériques, car au niveau générique l'immense majorité des cas sont exclusivement cantonnés dans chacun des continents du sud.

2) Le deuxième phénomène intéressant, en relation avec la faune sud-américaine gondwanienne de Scarabaeinae, réside en ce fait que tous les groupes importants ont pris part, soit aux deux expansions vers le nord (Canthonina, Phanaeina, etc.), soit seulement à la plus récente (Dichotomina) ; au niveau des groupes d'espèces et même des espèces vicariantes ou partagées, ces groupes possèdent donc des représentants dans la zone de transition mexicaine, et dans certains cas, aux États-Unis. Il faut néanmoins préciser que les genres qui parviennent à avoir une véritable implantation au delà du sud-est de ce pays sont limités et que l'origine de la lignée de l'espèce ou des espèces peut être toujours clairement établie.

Un point essentiel pour admettre l'origine gondwanienne des aires de dispersion discontinues, que nous avons signalé pour les sous-tribus de Scarabaeinae, se répète pour beaucoup d'autres groupes d'Insectes : les caractéristiques de ces sous-tribus ont déjà existé chez leurs prédécesseurs qui vécurent pendant le Jurassique Moyen. Ceci représente un point critique : pour que la distribution gondwanienne, dans le sens où nous l'entendons, puisse être certaine, il est nécessaire que les ancêtres jurassiques des sous-tribus ou autres groupes taxonomiques qui relèvent actuellement de cette distribution, aient été déjà suffisamment différenciés au Jurassique Moyen et que leurs caractéristiques essentielles se soient déjà manifestées pour pouvoir expliquer leur présence chez les individus actuels.

Chez les Scarabaeinae, à notre connaissance, rien ne vient infirmer cette possibilité. Plusieurs indications, particulièrement celles découlant de l'étude des nids fossiles trouvés en Amérique du Sud, permettent de supposer l'existence au Jurassique Moyen d'un ensemble de formes ancestrales présentant des caractères de sous-tribus déjà nettement établis, si bien qu'après la fragmentation du groupe, ces caractères se sont maintenus dans les différents genres se développant dans chacun des fragments de la Gondwanie. Dans l'Appendice 2, nous présentons une brève discussion sur l'ancienneté des Coléoptères, et particulièrement des Scarabaeinae, qui aide à la compréhension de notre position.

§ 2) Bien qu'il existe des groupes ayant une distribution gondwanienne générale, on peut considérer qu'il y a de plus nombreuses affinités entre les faunes guyano-brésilienne et africaine d'une part et celles de l'extrême sud de l'Amérique du sud et de l'Australie d'autre part.

Ces affinités sont évidentes mais doivent être formulées sous toutes réserves, car on trouve en Amérique du Sud des cycles très complexes d'expansion qui ont amené les éléments guyano-brésiliens à émigrer vers le nord du continent aussi bien que vers le sud, en Patagonie ; de même les éléments de l'extrême sud et d'Australie, que nous appellerons Paléantarctiques en adoptant le terme proposé

Source : MNHN, Paris

par Jeannel, mais non pas forcément toutes ses explications, se sont étendus vers le nord à travers la chaîne des Andes. Le schéma est compliqué, car ces lignées d'origine guyano-brésilienne, avec une radiation secondaire en Patagonie, englobent aussi des espèces qui remontent vers le nord suivant les montagnes andines. Nous pouvons donc en déduire que cette expansion des éléments australs vers le nord, par les Andes, est un phénomène relativement récent et n'est pas exclusif aux lignées paléantarctiques (voir paragraphe 3).

La contiguïté géologique entre l'Afrique et les massifs de la Guyane et du Brésil est bien prouvée pour la période s'étendant entre le Dévonien et le Triasique et elle a permis un large échange de groupes anciens [1]. La fissure qui amorce la séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud apparaît vraisemblablement au nord de l'Afrique Occidentale vers la moitié du Triasique ; elle se prolonge lentement vers le sud pour achever la séparation au Crétacé. Jusqu'à cette période, on peut supposer qu'un large échange faunistique pouvait avoir lieu entre l'Afrique et les massifs américains de la Guyane et du Brésil, avec des difficultés croissantes. Les contacts paléantarctiques se sont peut être prolongés plus longtemps.

FIG. 1. — Relations faunistiques de l'Amérique du Sud à la fin du Mésozoïque — Paléocène.

1. Jeannel (1961) donne une série d'exemples de lignées africano-brésiliennes chez les Caraboidea (pp. 66-74) et les Pselaphidae (pp. 75-88). De même que pour d'autres études du grand entomologiste français, nous ne pouvons pas partager son ton catégorique ni la certitude avec laquelle il situe l'émigration et l'évolution de chaque groupe. Cependant la liste des exemples qu'il donne peut fournir une bonne base pour une analyse détaillée, avec un grand développement des affinités taxonomiques, ce qui permettra de préciser si tous les exemples correspondent réellement à d'anciens groupes africano-brésiliens.

Source : MNHN, Paris

§ 3) Depuis le Jurassique Moyen jusqu'à la fin du Crétacé et très probablement au delà de cette limite, il existait une certaine connexion qui a permis les échanges faunistiques entre le sud de l'Amérique du Sud, l'Antaretide, la Nouvelle-Zélande et l'Australie, à l'exclusion de l'Afrique et de l'Inde.

Les Vertébrés Tétrapodes dont la distribution peut ainsi avoir été établie ont été très bien étudiés par Reig. Les Insectes qui correspondent au schéma paléogéographique ébauché représentent les lignées paléantaretiques (voir une série d'exemples dans Halffter, 1964 : 61-62). Ces lignées montrent des affinités biogéographiques entre la Terre de Feu, les forêts du sud des Andes et du sud du Chili, la Nouvelle-Zélande, la Tasmanie et le sud de l'Australie, de telle façon qu'elles fournissent une explication plus complète que celle proposée par Darlington (1965), si l'on tient compte de l'ensemble de la flore et de la faune anciennes. L'hypothèse de Darlington implique une origine septentrionale avec émigration vers les continents du sud et une survivance relicte aux extrêmes sud de ces continents. Comme dans beaucoup d'autres cas la non-acceptation des dispersions gondwaniennes amène ici les auteurs du courant holarcticiste à énoncer des hypothèses sans preuves à l'appui, et à prendre ainsi justement la position qu'ils reprochent aux auteurs pro-gondwaniens des années quarante et cinquante, et en particulier à Jeannel.

L'existence de lignées paléantarctiques et l'isolement relatif de la partie sud du continent américain constituent des faits s'ajoutant à l'absence presque totale de la plupart des groupes néotropicaux originaires des massifs de la Guyanne et du Brésil, dans le sud de la Patagonie et du Chili. Les lignées paléantaretiques correspondent à des formes adaptées aux conditions de climat froid. Selon Köppen et Wegener la position occupée par le pôle vers la fin du Mésozoïque plaçait le sud de l'Amérique, l'Antarctide occidentale et l'Australie, entre 60° et 70° de latitude, ce qui rendait difficiles mais non impossibles les migrations des lignées adaptées à un climat subpolaire ou très froid. Mais comme le groupe choisi comme exemple, les Scarabaeinae, est composé d'Insectes essentiellement tropicaux ou de climats tempéré-chauds, il n'offre pas de véritables exemples de dispersion paléantarctique. Au contraire les lignées guyano-brésiliennes s'étendent vers le sud : ainsi, *Scybalophagus* est un Canthonina clairement dérivé de *Canthon*, genre dominant en Amérique du Sud tropicale, Amérique Centrale et Mexique, avec des espèces et des genres présentant de grandes ressemblances aux États-Unis. *Scybalophagus* comprend 4 espèces, répandues du centre-nord de l'Argeutine jusqu'en Patagonie, où il arrive jusqu'au 50° de latitude Sud, la limite australe la plus extrême atteinte par un Scarabaeinae. Une cinquième espèce s'étend du nord-est de l'Argentine jusqu'au haut plateau péruvien en suivant les prairies des landes andines (« paramo andino ») toujours au dessus de 3 000 m, jusqu'à des altitudes extrêmes de 4 400 et 4 900 m. (Halffter et Martinez, 1968 : 257-258). Il s'agit donc dans cet exemple d'un genre dérivé d'un ensemble néotropical de type guyano-brésilien (*Canthon* et genres voisins) appartenant à une sous-tribu gondwanienne (Cauthonina). Ce genre a comme centre de diversification l'Argentine, d'où il s'est répandu très au sud en Patagonie d'un côté, et de l'autre côté est remonté vers le nord à travers les landes d'altitude (paramos) des Andes.

Ringuelet a déjà noté, dans son étude de l'ichthyofaune, cette division de la faune néotropicale en patagonienne et en brésilienne. Il considère la troisième faune, ou andine, comme dérivée de la brésilienne et insiste sur sa pauvreté. La répartition des Insectes montre une grande similitude avec celle des Poissons, ainsi que le prouve l'exemple précédent.

Les différences que l'on trouve depuis le Mésozoïque entre les faunes patagonienne et guyano-brésilienne, impliquent non seulement leurs différentes affinités (paléantarctique pour la patagonienne et africaine pour la guyano-brésilienne) mais démontrent aussi l'existence d'une barrière empêchant les échanges faunistiques. Cette barrière était peut-être plutôt écologique que géographique, mais beaucoup de faits semblent apporter la preuve d'un certain isolement de l'extrême sud du continent. Les Andes méridionales et l'extrême sud des steppes de l'Argentine représentent des zones de soustraction faunistique, en employant ce terme dans le sens que lui donne Darlington, plutôt que des zones de transition entre les Insectes guyano-brésiliens et les paléantarctiques de l'extrême sud du continent. Actuellement le principal facteur de soustraction est climatique : le froid pour les formes tropicales guyano-brésiliennes, l'absence d'humidité pour les formes de climat froid-humide de l'extrême-sud. Ces barrières expliquent le manque d'éléments néotropicaux dans l'extrême sud du Chili et de l'Argentine et les affinités très marquées que conservent beaucoup de groupes primitifs de ces terres australes

Source : MNHN, Paris

avec l'Australie et la Nouvelle-Zélande. Sans cette barrière, actuellement climatique et peut-être à la fois climatique et géographique dans le passé, la fusion des deux grands groupes anciens de la faune néo-tropicale aurait certainement été plus complète.

§ 4) Depuis le Jurassique Moyen où nous commençons notre étude jusqu'à la fin du Crétacé, l'Amérique du Sud recevait des apports très anciens de l'Amérique du Nord, par la route de l'Amérique Centrale.

En se référent aux Vertébrés, Reig (1968) considère qu'entre le Crétacé Moyen Supérieur et le Paléocène un groupe de Vertébrés d'origine holarctique ont émigré de l'Amérique du Nord vers l'Amérique du Sud : Condylarthres, Crocodiles Mésosuchiens, Sebecosuchiens et Eusuchiens, peut être Iguanidés et Gekkonidés, Pélomédusidés. Ces éléments s'intégrèrent à ceux qui avaient évolué « in situ » ou à ceux d'origine gondwanienne (Marsupiaux, Xénarthres, Chélydridés, Pipidés, Leptodactylidés). Les cénocrons les plus modernes de ces émigrants septentrionaux anciens constituent l'horofaune sud-américaine de Dunn et Smith.

En ce qui concerne les Insectes, ces immigrants anciens (Triasique — Paléocène) provenant du nord constituent un pourcentage bas mais significatif de l'entomofaune néotropicale. Ils forment ce que nous avons appelé (Halffter, 1964 : 58-59, 79-82) le schéma de dispersion paléo-américain, constitué par des éléments d'origine septentrionale largement distribués en Amérique du Nord, dans la zone de transition mexicaine, le sud de l'Amérique Centrale et, en moindre quantité, en Amérique du Sud. Dans la zone de transition mexicaine, ces éléments ne sont pas cantonnés uniquement dans les montagnes comme il arrive pour la plupart des Insectes de pénétration post-pliocène ; dans la zone de transition et le sud de l'Amérique Centrale ils montrent une grande diversification, aussi bien écologique que géographique, qui se manifeste par l'existence d'un nombre assez élevé d'espèces.

Dans notre groupe-exemple, le schéma paléo-américain est constitué par des genres appartenant à des sous-tribus de l'Ancien Continent, qui tendent à être cosmopolites, quoiqu'ils présentent une plus grande richesse dans les régions tropicales du Vieux Monde. *Copris* et *Onthophagus* en sont des exemples. Nous groupons dans ce même schéma des genres à distribution beaucoup plus restreinte, aussi bien en Amérique qu'au niveau mondial, mais qui suivent les mêmes modèles pour leur origine et leur formation (voir les exemples dans l'Appendice 1).

En ce qui concerne leurs aires de dispersion dans la zone de transition mexicaine, il existe une grande différence entre les émigrants récents d'origine holarctique et les genres qui constituent le fond paléo-américain ; ces derniers, de pénétration très ancienne, sont distribués dans la zone de transition sans restrictions écologiques, c'est à dire qu'ils ne sont pas limités à la partie haute des sytèmes orographiques du Mexique et du nord de l'Amérique Centrale. Par ailleurs ils peuvant présenter des endémismes et des aires relictes aux Antilles, dans la zone de transition mexicaine et parfois même en Amérique du Sud, ce qui s'explique uniquement par leur ancienneté.

§ 5) Reig (1968) suppose que les échanges entre l'Amérique du Nord et celle du Sud furent plus faciles et plus intenses entre le Jurassique Moyen et le Crétacé Supérieur, quoique certains passages aient pu continuer néanmoins pendant le Crétacé Supérieur et le Paléocène.

§ 6) On a supposé que l'Amérique du Sud s'est consolidée comme continent durant l'Oligocène. H. von Ihering proposa les noms d'Archiguyane, d'Archibrésil et d'Archiplata pour les noyaux géologiques les plus anciens. A l'Archiplata correspondraient les contacts paléantarctiques, aux deux autres massifs, primitivement réunis en un seul, les contacts avec l'Afrique. On a supposé également qu'au Crétacé l'actuel bassin de l'Amazone était occupé par une mer épicontinentale qui divisait l'ancien massif brésilien en deux parties, Archiguyane et Archibrésil, qui ont continué à être partiellement isolées jusqu'à l'Eocène. Plus tard la consolidation définitive du continent sud-américain a uni les trois massifs.

Il est très important de signaler que l'Archibrésil et plus spécialement l'Archiguyane ont eu depuis le Mésozoïque un climat tropical sans fortes oscillations. Cette constance climatique a permis la persistance et l'évolution d'une faune tropicale qui s'est étendue à partir de ces massifs au reste de la région néotropicale et a envahi deux fois une partie de l'actuelle région néarctique.

§ 7) *Résumé des paragraphes antérieurs.* — Les paragraphes 1 et 2 supposent l'existence de contacts entre les continents du sud, contacts qui ne peuvent avoir eu lieu que si le continent primitif

Source : MNHN, Paris

de Gondwana a existé pour servir de voie de dispersion et d'échange aux faunes australes terrestres depuis le Paléozoïque jusqu'au Crétacé ; selon Harley (1968) les sédiments les plus récents communs à la fois à l'Amérique du Sud et à l'Afrique remontent au Crétacé ; beaucoup d'autres constatations, comme le fait que les plus anciens fonds atlantiques trouvés appartiennent au Crétacé, permettent de supposer qu'à cette période il y avait encore des possibilités d'échanges faunistiques.

Les distributions de type strictement paléantarctique tendent aussi à renforcer l'hypothèse de l'existence de Gondwana, quoique dans ce cas on puisse envisager également la possibilité de routes d'émigration transantarctiques dans des conditions géographiques peu différentes des actuelles, mais avec un climat plus doux, quoique froid. Il n'y a pas réellement de différence profonde entre ces deux hypothèses et quand nous parlons de contacts continentaux gondwaniens, nous ne pensons pas forcément à une contiguïté absolue des blocs continentaux.

Pour la composition faunistique, nous considérons qu'il existait en Amérique du Sud, entre la fin du Mésozoïque et le Paléocène, une faune qui comprenait :

1) des éléments gondwaniens très anciens, avec une large distribution extra-américaine dans les diverses portions du conglomérat continental primitif ;

2) des éléments gondwaniens partagés principalement entre l'Afrique et les massifs de la Guyane et du Brésil [1], constituant les lignées gondwaniennes occidentales ou inabrésiennes, selon la terminologie de Beaucl.

3) des éléments d'origine gondwanienne possible, mais avec des caractéristiques autochtones, ayant évolué principalement dans les massifs de la Guyane et du Brésil.

4) des éléments gondwaniens paléantarctiques dominants dans les terres froides du sud.

5) des éléments d'origine nord-américaine, ayant des affinités (non gondwaniennes) avec la faune du Vieux Monde : Insectes correspondant au schéma de dispersion paléo-américain, Vertébrés de l'horofaune sud-américaine.

Dans l'ensemble des Insectes, d'après ce que l'entomofaune ayant survécu jusqu'à notre époque nous permet de supposer, les éléments gondwaniens dominaient de façon très marquée. Parmi les Vertébrés, il y aurait un mélange d'éléments gondwaniens et septentrionaux, avec prédominance de ces derniers.

En ce qui concerne les Insectes, l'ancienne faune sud-américaine, avec certainement un fort pourcentage autochtone, est composée d'apports de plusieurs origines qui ont évolués conjointement pour constituer une horofaune, selon notre définition ; elle ne reçut durant le Cénozoïque et même pendant le Pléistocène Récent que relativement peu d'apports externes ; c'est elle qui allait influer profondément au contraire sur l'entomofaune de la zone de transition mexicaine et même sur celle du sud de la région néarctique.

Rapoport (1968 : 61-62) nous donne une idée numérique de l'importance de l'ectomofaune néotropicale. Selon cet auteur, la région néotropicale occupe plus ou moins les 14,4 % du total des terres émergées ; en tenant compte des genres d'Insectes répertoriés par Handlirsch, elle est d'une richesse supérieure à celle de n'importe quelle autre région : à peu près 22 % du total des genres. Nous supposons que ce pourcentage est inférieur au chiffre réel, étant donné que la connaissance de l'entomofaune néotropicale, encore incomplète à l'heure actuelle, présentait de grandes lacunes à l'époque de la publication de l'œuvre de Handlirsch.

§ 8) — Entre la fin du Mésozoïque et le Paléocène deux grands mouvements s'effectuèrent :

1) L'émigration nord-sud de l'horofaune sud-américaine (Vertébrés), accompagnée par un nombre d'Insectes relativement réduit (schéma de dispersion paléo-américain). Ces émigrants pénétrèrent en Amérique du Nord par la région de Behring et se répandirent vers l'Amérique du Sud à travers l'Amérique Centrale.

2) L'émigration en sens inverse d'un grand nombre d'Insectes et probablement de quelques Vertébrés. Les Insectes correspondent à l'entomofaune dont nous avons résumé la formation au para-

1. L'existence de ces massifs précambriens, confirmée par la distribution des cratons (Hurley, 1968) est un fait géologique, que l'on accepte ou non les hypothèses proposées par von Ihering pour expliquer l'isolement entre ces deux massifs et la consolidation postérieure du continent.

Source : MNHN, Paris

graphe 7 ; elle comprend spécialement des éléments existant dans le massif brésilien, ainsi que des éléments paléantarctiques qui ont dû traverser avec difficulté la barrière du climat tropical.

Si Reig a raison, en opposition avec les idées du courant holarcticiste et plus spécialement avec celles de Simpson, les Vertébrés d'origine septentrionale arrivés en Amérique du Sud vers la fin du Mésozoïque et le commencement du Cénozoïque furent relativement rares, ce qui accentuerait les ressemblances entre l'évolution de la faune des Vertébrés et celle de l'entomofaune pendant cette période. Par contre l'invasion des Insectes sud-américains vers le nord a affecté beaucoup de groupes, suivant les raisons signalées au paragraphe 9.

§ 9) On suppose que la raison principale du succès de l'horofaune holarctique, qui forme la grande émigration en Amérique du Sud des Vertébrés d'origine septentrionale, vers la fin du Cénozoïque Récent, tient au fait que les groupes qui la composaient avaient évolués surtout dans des centres constituant au Cénozoïque les principales aires d'évolution des Vertébrés, : les régions tropicales du Vieux Monde. Dans cette aire, immense et variée, les groupes dominants se sont développés (voir l'explication du processus dans Darlington, 1957). Les mêmes raisons qui peuvent être invoquées pour expliquer le développement des Vertébrés dominants sous les tropiques de l'Ancien Continent et leur succès dans la compétition avec les groupes originaires d'autres aires, peuvent s'appliquer à l'entomofaune sud-américaine de la fin du Mésozoïque jusqu'au Paléocène : les Insectes qui la composaient étaient nombreux et dominants et avaient évolué dans une grande aire, le continent de Gondwana.

§ 10) Pour connaître l'époque de cette émigration des éléments sud-américains vers le nord, les schémas de dispersion que suivent ces éléments dans la zone de transition mexicaine et en Amérique du Nord sont très utiles.

Pendant le Triasique et le Jurassique inférieur des contacts, quoiqu'intermittents, existaient entre l'Amérique du Sud et l'Amérique du Nord. Il est possible que quelques éléments très primitifs aient émigré pendant cette période. Mais les groupes qui nous intéressent, c'est à dire ceux qui, au niveau générique, caractérisent actuellement la région néotropicale et se trouvent également dans le haut plateau mexicain et parfois aux États-Unis, *ne doivent pas avoir émigré avant le Jurassique Moyen et le Crétacé.*

Nous comprenons qu'il ne s'agit là que d'une hypothèse, mais c'est entre le Jurassique moyen et le Crétacé que s'est intégrée l'entomofaune néotropicale avec les différents éléments que nous avons signalé dans des paragraphes antérieurs. Or l'horofaune des Insectes qui s'est déplacée vers le nord comprend une large représentation de l'entomofaune néotropicale actuelle, ce qui constitue un argument important pour supposer que le déplacement a eu lieu quand cette entomofaune était déjà formée, dans ses éléments anciens bien entendu, ou dans les dernières étapes du processus d'intégration.

D'autre part, ce sont des genres et non des groupes au niveau de la tribu ou de la sous-tribu comme il arrive pour les affinités gondwaniennes, dont la présence signalée à la fois en Amérique du Sud et dans le haut plateau mexicain nous apporte la preuve du mouvement migratoire que nous étudions. Ces genres ou ces ensembles à un niveau générique ou immédiatement supérieur, étaient déjà différenciés au moment de la migration ; cette hypothèse indique également le Crétacé comme l'époque la plus ancienne. Un argument complémentaire nous est offert par le degré de différenciation que ces émigrants atteignent au Mexique et aux États-Unis, et par la comparaison avec les éléments demeurés en Amérique du Sud et y ayant évolué. Les différences que nous constatons sont généralement au niveau du groupe d'espèces, quelquefois au niveau générique, ce qui représente le degré de différenciation auquel on pouvait s'attendre pendant le Cénozoïque chez une bonne partie des groupes d'Insectes.

*Il résulte des arguments précédents que l'époque probable la plus ancienne de l'émigration des Insectes sud-américains vers le nord se situe du Crétacé au Paléocène.*

Il nous reste à déterminer la limite supérieure de la période pendant laquelle cette expansion a pu avoir lieu. Qu'est-ce qui détermine cette limite supérieure ? Le principal point de repère est fourni par *l'interruption du pont Centre-américain*, phénomène qui commence pendant l'Eocène et dure jusqu'au Pliocène.

L'émigration du sud au nord que nous étudions et d'où proviennent les éléments sud-américains anciens du Haut Plateau et des États-Unis ne peut avoir eu lieu après la fin du Pliocène quand le pont Centre-américain se trouva de nouveau ouvert, pour deux raisons :

Source : MNHN, Paris

1) En accord avec les arguments exposés plus haut, si l'émigration des Insectes sud-américains s'était effectuée à n'importe quelle époque postérieure au Miocène, le haut plateau mexicain n'aurait pas été colonisé de façon massive comme il l'a été.

2) En supposant une émigration post-pliocène, le temps écoulé est insuffisant pour expliquer le degré de différenciation taxonomique existant entre les espèces du Haut plateau et des États-Unis et leurs équivalents sud-américains.

Il ne reste donc que l'Eocène comme limite supérieure de temps la plus probable pour la grande émigration de l'entomofaune sud-américaine. Nous pouvons considérer comme une hypothèse solidement étayée que *le mouvement migratoire sud-nord eut lieu entre le Jurassique Moyen, et beaucoup plus probablement entre le Crétacé et la fin du Paléocène.*

Pour quelles raisons la composition de l'entomofaune du Haut plateau mexicain aide-t-elle à fixer la limite supérieure de la période pendant laquelle l'émigration a pu avoir lieu ?

La preuve principale de cette émigration consiste en l'existence dans le Haut plateau mexicain, avec prolongation aux États-Unis, d'espèces particulières mais cogénériques, ou de genres similaires, avec les éléments sud-américains. Pour que cette grande aire du sud de l'Amérique du Nord puisse avoir été colonisée de façon massive comme elle le fut, l'existence de conditions physiographiques, mais surtout écologiques, différentes des actuelles était nécessaire. Cette colonisation n'aurait pu avoir lieu dans les conditions actuelles. Il ne faut pas oublier que les caractéristiques écologiques et physiographiques que nous trouvons à présent sont celles qui déterminent la barrière entre les régions néarctique et néotropicale de la Zoogéographie classique. Que cette barrière soit franchie dans les deux sens par un certain nombre d'espèces n'invalide pas le fait beaucoup plus important qu'elle constitue actuellement une véritable limite faunistique, marquée par de profondes différences écologiques.

De l'invasion massive dont nous avons parlé précédemment et de l'importance de la barrière actuelle, nous pouvons déduire que le Haut plateau n'existait pas comme tel quand l'émigration des Insectes sud-américains eut lieu et que les barrières montagneuses comme le système volcanique transversal, qui limite au sud le Haut Plateau et traverse le Mexique vers 19° de latitude, ne s'y trouvaient pas encore.

La géologie appuie fortement nos suppositions. Pendant le Miocène commence une activité volcanique et tectonique très intense, qui change complètement le paysage physiographique, écologique et biotique du Mexique et du nord de l'Amérique Centrale. L'élévation de l'actuel Haut plateau commence alors et la Sierra Madre orientale apparaît accompagnée d'énormes éruptions de rhyolites ; ces deux phénomènes affectent profondément les conditions écologiques. A mesure que le Cénozoïque avance, le Haut plateau s'élève de plus en plus et le climat tempéré devient de plus en plus sec.

Ce profond changement, qui a formé le relief actuel du nord de l'Amérique Centrale, du Mexique et du nord-est des États-Unis, nous fait supposer que l'expansion de l'entomofaune sud-américaine doit avoir été antérieure au Miocène, car dans les conditions qui commencent à s'établir pendant cette période elle n'aurait pas pu s'étendre de façon massive. Les éléments qui avaient occupé le Haut plateau avant le Miocène restent isolés ; certainement décimés par les changements écologiques, ils évoluent « in situ » en donnant lieu à l'actuel schéma de dispersion dans le Haut Plateau (Halffter, 1962, 1964a, 1964b, 1965) caractérisé par des Insectes d'origine sud-américaine ancienne, qui ont trouvé dans le Haut Plateau, comprenant les terres hautes de Chiapas et du Guatémala, un centre secondaire de diversification. Une certaine partie des Insectes de la sous-région sonorienne représentent une déviation de cette entomofaune adaptée à des conditions de désert ou d'extrême aridité.

Nos idées sur l'expansion ancienne de l'entomofaune sud-américaine coïncident avec celles soutenues dans de nombreuses études sur les flores existant au Mexique et en Amérique du Nord pendant le Cénozoïque. C'est ainsi que la flore néotropicale tertiaire présente une grande expansion vers le nord au cours du Cénozoïque Inférieur et une rétraction progressive, suivant un schéma biogéographique qui coïncide avec celui que nous avons signalé pour les Insectes.

§ 11) Notre théorie n'est pas la seule à envisager une expansion d'une horofaune d'origine gondwanienne prépondérante vers l'hémisphère nord. En plus des auteurs qui défendent des positions de synthèse, comme Reig, et partagent les concepts énoncés dans les paragraphes précédents, Jeannel

Source : MNHN, Paris

(1961) consacre un chapitre et de nombreux commentaires à ce qu'il appelle « pulsation gondwanienne » ; il y parle de l'expansion vers le nord de différentes lignées gondwaniennes, aussi bien paléantarctiques qu'imbrésiennes, mais, chose curieuse, avec plus d'ampleur pour les premières. Pour Jeannel « la systole de la pulsation s'est prolongée jusqu'au commencement du Tertiaire, puis elle a été suivie d'un reflux qui a fait disparaître la grande majorité des espèces émigrées dans le nord.. » (loc. cit : 7).

Il faut préciser que notre idée d'une expansion vers le nord de l'entomofaune sud-américaine ancienne ne se base pas sur les mêmes considérations, ni ne suit les mêmes raisonnements que celle de Jeannel. Nos raisons pour expliquer le sens dominant sud-nord, tout au moins pour les Insectes, de cet échange faunistique de la fin du Mésozoïque et du commencement du Cénozoïque sont les mêmes que celles qu'invoque Darlington pour expliquer la prédominance du courant contraire, nord-sud, au Pléistocène Récent ; la tendance à l'expansion et le succès de la concurrence des groupes dominants, développés sur des aires très grandes et variées, le continent de Gondwana pour l'entomofaune sud-américaine ancienne, les tropiques du Vieux Monde pour les Vertébrés du Pléistocène Récent.

Les exemples donnés par Jeannel ne peuvent pas être écartés sans une analyse detaillée. Ainsi, la pulsation gondwanienne peut expliquer la présence d'un Chiasognathe (Coleoptera, Lucanidae) et de représentants d'autres groupes gondwaniens dans l'ambre baltique (Jeannel, 1961 : 41-46) conjointement à celle d'éléments dont la dispersion s'est effectuée dans l'hémisphère nord. L'ambre baltique révèle ainsi un curieux mais non unique mélange d'horofaunes, comparable en une certaine mesure à ce que nous trouvons à présent dans la zone de transition mexicaine et dans le sud des États-Unis. La présence de Marsupiaux fossiles dans l'hémisphère nord (Reig, 1968) peut aussi être expliquée comme une conséquence de cette même pulsation.

Dans beaucoup d'exemples cités par Jeannel, on trouve au moins autant d'éléments permettant de supposer une origine australe, gondwanienne, avec une expansion vers le nord à la fin du Mésozoïque et au commencement du Cénozoïque que d'éléments pouvant avoir eu une origine dans le nord, hémisphère où l'on a trouvé uniquement quelques restes fossiles ou de rares représentants actuels très localisés, et la dispersion dans *toutes* les terres du sud où survivent des groupes faunistiques riches et variés. Si nous tirons les conséquences logiques des hypothèses de Matthew et de Darlington qui envisagent le développement des groupes dominants dans des aires majeures, il existe de nombreux arguments pour situer leur lieu d'origine dans le sud, dans le grand ensemble du continent de Gondwana. Bien entendu ce phénomène se limiterait à des groupes anciens, évolués au Mésozoïque. Si nous examinons chaque exemple sans idées préconçues, le sud se désigne comme le lieu d'origine, tant par la richesse des formes communes partagées entre des aires aujourd'hui éloignées les unes des autres, que par les remarquables affinités que ces formes conservent entre elles. Ce qui est tout le contraire de la représentation partielle et sporadique des fossiles ou des survivants dans l'hémisphère nord.

§ 12) A la suite de l'évolution des faunes américaines, entre le Paléocène et la fin du Pliocène, se situe une longue période d'isolement et de divergence. Pendant cette période les noyaux des régions actuelles néo-arctique et néo-tropicale accentuent leurs différences qui avaient été sans doute moins importantes au Paléocène.

Les groupes sud-américains diminuèrent d'importance en Amérique du Nord, peut être à cause de changements climatiques ; nous supposons que les émigrants représentaient essentiellement des groupes tropicaux et les formes qui survivent dans le haut plateau mexicain en apportent la preuve. Il est également probable que cette diminution s'explique par la concurrence des nouveaux éléments venant des régions tropicales du Vieux Monde qui continuaient à arriver en Amérique du Nord par la Behringia et ne pouvaient passer en Amérique du Sud par suite de l'interruption du pont de l'Amérique Centrale. Le caractère holarctique de la région néarctique s'est donc trouvé accentué aux dépens des anciens immigrants sud-américains ; les Vertébrés de ce groupe disparurent, en laissant des traces fossiles de leur émigration. Par contre ces immigrants persistèrent avec les groupes d'Insectes qui évoluèrent dans le Haut Plateau mexicain ; moins nombreux et formant une plus petite partie de l'ensemble, des genres et des groupes d'espèces d'origine sud-américaine évoluèrent aux États-Unis. Mais ici il faut nettement distinguer ces éléments des émigrants post-pliocènes, qui appartiennent à des

Source : MNHN, Paris

groupes d'espèces tropicales ; on retrouve parfois la même espèce dans les plaines côtières mexicaines, avec une pénétration aux États-Unis très restreinte.

§ 13) Pendant cette même période l'Amérique du Sud était restée isolée. Quelques animaux peuvent avoir passé d'île en île par un système de sauts en profitant des terres restées émergées, selon la théorie de Simpson, mais il n'a sans doute pas existé de grand courant migratoire et l'isolement constitue le phénomène biogéographique dominant.

Simpson (1950 : 158) donne une mesure des effets de cet isolement : avant que les échanges soient rétablis vers la fin du Pliocène, l'Amérique du Nord comptait 27 familles de Mammifères terrestres, et l'Amérique du Sud, 29, et deux seulement étaient partagées entre ces deux territoires. Après le rétablissement du passage, au Pléistocène, l'Amérique du Nord et celle du Sud en partageaient 22.

§ 14) Pendant la période d'isolement, pour le groupe des Vertébrés, on constate une évolution conjointe des éléments gondwaniens et des émigrants du nord appartenant à l'horofaune sud-américaine, qui donne naissance à une horofaune très caractéristique et très riche : les Vertébrés du Cénozoïque sud-américain. Chez les Insectes, les éléments gondwaniens, de beaucoup les plus nombreux, évoluèrent conjointement avec les rares émigrants paléo-américains. Les lignées brésiliennes montrent une tendance à dominer quoique, comme nous l'avons déjà signalé, un certain type de barrière ait empêché la colonisation complète de l'extrême sud.

L'évolution des Insectes est généralement plus lente que celle des Vertébrés, surtout par rapport à un groupe tachytélique comme celui des Mammifères placentaires ; c'est pourquoi les différences entre les éléments paléo-américains et leurs équivalents extra-américains se situent seulement au niveau du groupe d'espèces, exceptionnellement du genre. Nous avons déjà signalé que les groupes gondwaniens montrent des affinités extra-américaines, en général au niveau de la tribu ou de la sous-tribu. La stabilité évolutive post-mésozoïque de beaucoup de groupes d'Insectes en fait des témoins utiles pour pouvoir reconstruire les relations faunistiques de la fin du Mésozoïque, compensant ainsi, tout au moins partiellement, la pauvreté en fossiles.

§ 15) Vers la fin du Pliocène et le commencement du Pléistocène, la communication entre l'Amérique du Nord et celle du Sud se rétablit par le pont Centre-américain. A cette époque la physiographie du Haut Plateau mexicain et des terres hautes du sud du Mexique devait être semblable à l'actuelle. Dans le Haut Plateau mexicain existait une faune d'Insectes d'origine sud-américaine qui avait évolué dans un isolement relatif, cette région étant restée plus ouverte vers le sud-ouest des États-Unis ; il s'y était ajouté des groupes venant du nord. Pour les Vertébrés, la faune était formée de groupes venus du nord, ayant subi parfois une évolution secondaire « in situ ».

Quand les possibilités d'échange entre l'Amérique du Nord et celle du Sud se rétablirent, des courants migratoires dans les deux sens se constituèrent : les Insectes sud-américains s'étendirent vers le nord, *sans occuper cette fois-ci le Haut Plateau mexicain ni rentrer dans la sous-région sonorienne*, en donnant les éléments caractéristiques des aires néo-tropicales de la zone de transition mexicaine. Cette expansion nouvelle et limitée de l'entomofaune sud-américaine en direction du nord fut accompagnée par une certaine quantité de Vertébrés, quoique le nombre et l'importance des Vertébrés qui émigrèrent de l'Amérique du Nord vers celle du Sud, l'horofaune holarctique, furent incomparablement plus grands. Ces Vertébrés holarctiques, nouveaux envahisseurs de l'Amérique du Sud, avaient évolué sous les tropiques du Vieux Monde, tout en procédant à des échanges complexes avec l'Amérique du Nord, dans cette aire où les faunes dominantes des Vertébrés cénozoïques ont pu se développer grâce à l'extension et à la diversité qu'elle présentait alors, ainsi que Darlington l'expose d'une manière tout à fait convaincante.

Le grand centre évolutif fut probablement localisé pendant le Mésozoïque au continent de Gondwana, après sa fragmentation et la mise en place des continents selon leur topographie actuelle ; au Cénozoïque ce centre s'étendit suivant la grande extension des régions tropicales de l'Ancien Continent : Eurasie, Malaisie et Afrique.

§ 16) Pour leur expansion récente, que nous appelons ainsi pour la distinguer de l'ancienne expansion pré-éocénique, les éléments sud-américains ont suivi en direction du nord les plaines côtières du Mexique, particulièrement celle du Golfe du Mexique, par laquelle ils pénétrèrent jusqu'au Texas et dans le sud-est des États-Unis.

Source : MNHN, Paris

Cette expansion correspond chez les Insectes à ce que nous avons appelé schéma de dispersiou néo-tropicale (Halffter, 1964 : 46-49, 74-75). Les espèces qui suivent ce schéma appartiennent toutes à des genres ou même à des groupes d'espèces sud-américaines et présentent différents degrés de pénétration dans la zone de transition mexicaine (voir des exemples chez les Scarabaeinae dans le travail cité ci-dessus).

Le premier degré de pénétration comprend des genres à espèces nombreuses largement distribuées en Amérique du Sud, principalement dans l'arc Colombie — Vénézuéla — Guyanes ; ils ne présentent dans la zone de transition mexicaine qu'une ou deux espèces dont l'aire de distribution s'étend de la Colombie ou du Panama jusqu'aux forêts du nord de l'Amérique Centrale, le Chiapas et le sud du Mexique jusqu'à l'isthme da Tehuantepec. Il correspond à l'expansion, très récente, des espèces tropicales liées à la forêt tropicale ombrophile.

Le deuxième degré de pénétration vers le nord réunit des genres comprenant beaucoup d'espèces sud-américaines, en petit nombre dans la zone de transition mexicaine, mais s'y trouvant plus largement distribuées que le groupe entérieur ; la plupart de ces espèces continuent cependant à être liées à la forêt ombrophile, quoiqu'elles puissent en certains cas pénétrer dans la forêt tropicale caducifoliée du bassin du Balsas ou monter vers le nord par la plaine côtière du Golfe du Mexique.

Le troisième degré de pénétration dans l'aire de dispersion néo-tropicale comprend des genres possédant de nombreuses espèces dans la zone de transition mexicaine ; en général ce sont les mêmes genres qui ont participé à l'invesion ancienne de l'Amérique du Nord, car ils présentent à côté des espèces qui suivent le schéme néo-tropical d'autres groupes d'espèces qui suivent le schéma de dispersion du haut plateau mexicain, donc de pénétration ancienne, et dans beaucoup de cas, des espèces dans la faune sonorienne et dans celles du sud et du sud-est des États-Unis. Selon leurs affinités avec les espèces sud-américaines, dans ces deux derniers cas, il s'agit soit d'une pénétration ancienne pour les groupes d'espèces endémiques, soit d'une pénétration récente, pour les espèces néo-tropicales à large distribution.

§ 17) Des Insectes néarctiques ou holarctiques venent du nord se répandirent vers la région néo-tropicale, en suivant les systèmes orographiques mexicains et centre-américains. En prenant comme exemple les Carabidae, Ball (1968, 1970) a fourni d'excellentes explications, montrant comment les montagnes servent de voie de dispersion et de centre de diversification et comment les hiatus entre les systèmes montagneux limitent la pénétration vers le sud des espèces néarctiques ou holarctiques. C'est ce que nous avons appelé le schéma de dispersion néaretique (Halffter, 1964) et que nous ne traiterons que superficiellement dans ce travail consacré principalement aux éléments anciens.

La grande majorité de ces Insectes ne dépassent pas les systèmes orographiques mexicains, rencontrant une grande barrière dans l'isthme de Tehuantepec. Quelque espèces continuent vers le sud par les montagnes de l'Amérique Centrale jusqu'au Nicaragua, mais l'eire sans montagnes à la hauteur du lac de Nicaragua semble constituer une barrière infranchissable. Il faut noter le contraste existant avec les formes anciennes du centre de dispersion paléo-américain, d'origine septentrionale également, qui pénètrent profondément en Amérique du Sud car elles ne sont pas limitées aux conditions écologiques tempérées-froides des hautes montagnes.

La sous-famille des Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeidae) comprend une tribu, les Geotrupini, qui offre un exemple clair du schéma de dispersion néaretique. Les Géotrupinae sont beaucoup plus primitifs dans leur morphologie, leur anatomie et leur comportement que les Scarabaeinae. La distribution des quatre tribus de la sous-famille est très caractéristique : La première tribu, les Bolboceratini, montre presque une distribution cosmopolite dans son ensemble, quoiqu'elle comprenne sans doute des groupes de genres et des genres à histoire biogéographique différente, comptant parmi eux quelques types d'origine gondwanianne. La tribu suivante, les Athyreini, comprend un genre de l'Afrique orientale et trois genres américeins (Howden et Martinez, 1963) ; de ces trois genres deux sont sud-américains, l'un avec une distribution extrêmement restreinte, l'autre avec une espèce au Panama et au Costa-Rica ; le troisième genre, *Neoathyreus* Howden et Martinez, possède des espèces en Amérique du Sud, aux Antilles, dans le sud de l'Amérique Centrale et dans la zone de transition mexicaine, mais il ne pénètre pas au Mexique au delà des aires que nous pouvons considérer comme néo-tropicales : les plaines côtières

Source : MNHN, Paris

du Golfe du Mexique et du Pacifique, les pentes des chaînes montagneuses descendant vers ses plaines, les parties tropicales au sud du système volcanique transversal, comprenant la dépression de la rivière Balsas avec une certaine pénétration dans la périphérie méridionale du Haut Plateau. Dans l'ensemble la répartition de la tribu des Athyreini correspondrait à une distribution inabrésienne avec une expansion limitée, donc vraisemblablement récente, vers les aires néo-tropicales du Mexique. La troisième tribu, les Lethrini, est paléarctique, avec une prédominance asiatique. Enfin la quatrième tribu, les Geotrupini, est holarctique : 5 espèces se rencontrent au Canada, appartenant toutes au genre *Geotrupes* ; 18 espèces aux États-Unis, groupées en *Geotrupes* et en 2 genres à distribution restreinte, l'un au sud-est du pays, l'autre exclusivement en Floride ; au Mexique on trouve au moins 17 espèces, appartenant aux genres *Geotrupes* et à l'endémique *Ceratotrupes* ; 2 espèces de *Geotrupes*, se rencontrent au Guatémala et l'une d'elles arrive jusqu'aux hautes terres du Salvador. Dans la zone de transition mexicaine, *Geotrupes*, qui existe aussi en Eurasie, et *Ceratotrupes*, sont limités aux parties hautes des montagnes, occupées généralement par des forêts tempérées, avec des arbres de distribution holarctique également, et parfois par des prairies de haute montagne. Dans ces conditions *Geotrupes* et *Ceratotrupes*, associés avec quelques espèces de Scarabaeinae de dispersion paléo-américaine, principalement les genres *Copris* et *Ontophagus*, remplissent la place écologique que les Scarabaeinae d'origine sud-américaine occupent dans le Haut Plateau mexicain et dans les terres tropicales de la zone de transition. C'est la dispersion typique néarctique. La présence d'espèces différentes correspond aux hiatus existant dans la continuité des systèmes montagneux ; par exemple le système volcanique transversal et les montagnes appelées par Ball les « sierras de Oaxaca » sont le lieu de développement d'un genre endémique, *Ceratotrupes*, déjà mentionné (Halffter et Martinez, 1962).

§ 18) En général l'entomofaune de montagne du Costa-Rica et du Panama semble plutôt constituer une extension vers le nord de l'entomofaune sud-américaine qu'une prolongation des lignées néarctiques, mais ceci représente un problème nécessitant une étude plus approfondie.

§ 19) Selon Reig (1968) le Vertébré le plus ancien de la dernière grande invasion septentrionale ou horofaune holarctique que l'on ait trouvé en Amérique du Sud remonte au Pliocène Moyen, ce qui coïncide avec les premiers signes de la présence des Mammifères sud-américains en Amérique du Nord. Cependant il faut bien noter qu'il s'agit des premiers fossiles connus découverts dans des lieux très éloignés du pont reliant les deux grandes masses continentales : l'un en Argentine, l'autre aux États-Unis. Dans les aires intermédiaires, nous manquons malheureusement de fossiles qui auraient pu nous fournir des indications sur l'époque du commencement des échanges.

Reig situe les migrations massives an Pleistocène : « La première véritable irruption massive d'éléments néarctiques eut lieu à partir du Pléistocène Inférieur (âge uquien)... on a trouvé des Tapiridés, des Cervidés, des Camélidés, des Equidés, des Tayassuidés..., des Gomphotheridés (Mastodontes), des Machaerodontidés. Cette irruption a coïncidé avec l'établissement du pont panaméen, phénomène paléogéographique en relation très probablement avec la phase principale du troisième mouvement de l'orogénèse andine de Grocher dont la manifestation coïncide, selon cet auteur (1951) avec la limite plio-pléistocène » (Reig, 1968 : 252). « Mais cette irruption massive de l'Eopléistocène ne termine pas l'apport néarctique néo-cénozoïque à la faune sud-américaine. Les données paléontologiques montrent que des apports successifs eurent lieu pendant la transgression du Quaternaire. La propagation des éléments nord-américains vers les régions méridionales dut être réglée par des changements climatiques du Pléistocène qui déterminèrent des vagues successives d'immigration... » (Reig, 1968 : 252).

§ 20) La faune actuelle des Insectes de l'Amérique du Nord est une combinaison des éléments suivants :

a) *Éléments holarctiques*, importants dans la partie la plus septentrionale du continent ; leur nombre diminue du nord au sud, quoique certains d'entre eux prolongent leur expansion dans les parties hautes des chaînes de montagnes.

b) *Éléments néarctiques*, présentant des affinités paléarctiques au niveau générique ou plus fréquemment au niveau supra-générique ; néanmoins de nombreux faits permettent de supposer qu'ils ont dû évoluer en Amérique du Nord. Parmi eux on trouve de fortes différences entre les entomofaunes



Source : MNHN, Paris

de l'est et de l'ouest des États-Unis, séparées par une grande aire de superposition ou de soustraction, les plaines centrales, qui possèdent toutefois également quelques éléments qui leur sont propres.

c) *Éléments sud-américains anciens.* Ils correspondent à l'invasion pré-éocénique de l'Amérique du Nord par l'entomofaune sud-américaine (paragraphe 8, 9, 10). Ces éléments sont plus abondants dans le sud et dans la sous-région sonorienne des États-Unis, quoiqu'ils montrent très souvent une distribution plus large, s'étendant en certains cas jusqu'à la frontière du Canada. Les éléments sud-américains anciens sont représentés par des genres ou des lignées d'espèces évoluées en Amérique du Nord, mais en qui l'on retrouve de très grandes affinités avec des éléments de même origine sud-américaine arrivés à la même époque dans la zone de transition mexicaine, suivant le schéme de dispersion dans le Haut Plateau. Les ressemblances entre les uns et les autres sont parfois considérables, quoiqu'il existe également de nombreuses lignées d'origine sud-américaine, ayant persisté et peut-être évolué uniquement aux États-Unis.

Les éléments d'origine sud-américaine ancienne représentent donc une partie assez importante de l'entomofaune de la région néarctique, moindre cependant que celle constituée par l'ensemble des espèces montrant des affinités avec les souches du Vieux Monde.

d) *Éléments néo-tropicaux récents* provenant d'invasions post-pliocènes. Ils sont représentés par des espèces appartenant à des groupes originaires du nord de l'Amérique du sud ou de l'Amérique Centrale et s'étendant à travers les terres tropicales des plaines côtières mexicaines. Le long du Golfe du Mexique la pénétration qui s'est effectuée selon plusieurs degrés (paragraphes 16) est limitée aux régions voisines du golfe dans les États-Unis. Le long du Pacifique la distribution de ces émigrants récents s'interrompt sur la côte à la hauteur de l'état mexicain de Sonora, pour constituer plus au nord quelques populations en Arizona.

Fig. 2. — Distribution de *Canthon humectus* (Say), exemple de dispersion dans le Haut Plateau d'une espèce appartenant à un genre d'origine néotropicale. Les lignes indiquent les systèmes orographiques.

Source : MNHN, Paris

§ 21) Les Insectes de la zone de transition Mexicaine suivent les schémas de dispersion décrits ci-après :

a) *Avec une origine sud-américaine ancienne : Schéma de dispersion du Haut Plateau.* Ces espèces ont une origine et des affinités nettements sud-américaines ; leur aire de dispersion comprend le Haut-Plateau mexicain et parfois les hautes terres du Chiapas et du Guatémala (voir paragraphe 10 ; Halffter, 1964 : 49-53, 76-78)

Les genres habitant cette aire de dispersion du Haut Plateau pénètrent très peu dans les montagnes qui le bordent, où dominent au contraire les éléments de provenance néarctique, ainsi que les paléo-américains.

Une même origine et une histoire évolutive semblables à celles des éléments de dispersion dans le Haut Plateau mexicain se retrouvent chez quelques groupes fossiles pléistocènes de Californie (Rancho La Brea), relictes de l'extrême sud de la Basse-Californie, ainsi que chez des espèces ou même des genres endémiques des Antilles. Dans tous ces cas il s'agit des restes de l'expansion pré-écénique de l'entomofaune sud-américaine.

b) *Avec une origine sud-américaine récente : Schéma de dispersion néo-tropical.* Ce sont des éléments de pénétration récente, post-pliocène, dans la zone de transition mexicaine. En s'étendant vers le nord, ils n'ont pas pénétré dans le Haut Plateau, en partie à cause de la barrière géographique que représentent les montagnes et le Haut Plateau lui-même, mais surtout pour des raisons écologiques : le climat tempéré du Haut Plateau mexicain est peu approprié aux espèces tropicales venant de l'Amérique du Sud ; leur pénétration se limite aux terres tropicales situées au sud du système volcanique transversal et aux plaines côtières des deux littoraux (voir paragraphe 16 ; Halffter, 1964 : 46-49, 74-76).

FIG. 3. — Comparaison des distributions dans le Haut Plateau (pointillé) et néotropicale typique (rayé horizontal) de deux espèces appartenant au même genre, *Canthon*, d'origine sud-américaine. L'espèce du Haut Plateau est *Canthon humectus*, l'espèce néotropicale est *C. indigaceus* Leconte.

Source : MNHN, Paris

c) *Avec une origine septentrionale ancienne : Schéma de dispersion paléo-américain.* Ces éléments correspondent à des taxa de pénétration ancienne en Amérique du Nord, d'où ils se sont répandus par la zone de transition mexicaine jusqu'en Amérique du Sud, particulièrement dans la partie nord de ce continent, et parfois même jusqu'aux Antilles.

Les montagnes actuelles n'ont pas servi de voies de pénétration, mais de centre de spécialisation. De plus les groupes paléo-américains ne se limitent pas aux montagnes.

Dans le cadre du centre paléo-américain nous trouvons deux types de distribution :

1) des espèces relictes, avec des aires très localisées qui occupent généralement des refuges écologiques spécialisés ou protégés de quelque manière, bien que des espèces du même genre ou du même groupe montrent une large distribution eurytropique dans l'Ancien Continent ;

2) des genres largement répandus, qui occupent différents habitats, en Amérique du Nord, dans la zone de transition mexicaine, et parfois dans une partie de l'Amérique du Sud, où le nombre d'espèces diminue notablement dans le sous-continent méridional.

Les genres qui suivent le schéma paléo-américain dans sa distribution extra-américaine, prédominent dans les zones tropicales ou tempérées-chaudes. Ces Insectes n'ont sans doute pas pu pénétrer en Amérique par le pont de Behring dans les conditions climatiques existant pendant les dernières périodes du Cénozoïque, ce qui représente un argument en faveur de l'ancienneté de leur arrivée sur le continent américain, surtout si l'on considère tout un ensemble faunistique et non uniquement un genre déterminé qui pourrait changer ses exigences écologiques avec le temps.

Un deuxième argument en faveur de l'ancienneté des genres paléo-américains est fourni par leur très large distribution dans le monde : quelques uns sont cosmopolites, (Australie incluse) ; les autres se rencontrent dans toutes les régions tropicales et les zones tempérées-chaudes de l'Ancien Continent et présentent un grand nombre d'espèces endémiques localisées géographiquement ainsi que des spécialisations écologiques, des particularités du comportement et une grande diversification des espèces.

En conclusion leur dispersion a dû s'effectuer au Miocène, avant la surrection du Haut Plateau mexicain et l'expansion du désert à l'ouest de l'Amérique du Nord. L'élévation du Haut Plateau et des systèmes orographiques donna naissance à des espèces de montagne ; la désertification influa sur le développement des espèces ayant des habitats particuliers, comme les nidicoles, par exemple.

d) *Avec une origine septentrionale récente : Schéma de dispersion néarctique.* Cette dispersion a été suivie par des espèces appartenant à des genres ou à des groupes supra-génériques, parfois d'origine néarctique, mais en majorité de distribution holarctique ; on les rencontre dans la zone de transition mexicaine, dans la partie haute des grands systèmes orographiques, en général au dessus de 1 500 m d'altitude (voir paragraphe 17 ; Ball, 1968-1970).

§ 22) L'entomofaune des Grandes Antilles est formée principalement par des éléments sud-américains anciens et paléo-américains ; dans les deux cas le degré d'endémisme est très marqué, aussi bien au niveau générique qu'au niveau spécifique. D'autre part chaque île possède une faune très particulière, avec très peu d'éléments communs avec d'autres îles.

Certaines espèces appartiennent à des genres du Vieux Monde, qui peuvent ne pas être représentés sur le continent américain, où ils ont dû probablement disparaître, mais qui ont conservé néanmoins des représentants dans les îles, comme c'est le cas pour deux Scarabaeinae. Matthews (1966), en se référant aux Scarabaeinae, (mais c'est tout aussi valable pour les autres groupes faunistiques) suppose que les Grandes Antilles conservent encore à l'heure actuelle une entomofaune qui serait un reflet de celle du Cénozoïque moyen en Amérique du Nord et en Amérique Centrale, avec un mélange d'éléments néarctiques et néo-tropicaux anciens.

§ 23) Les Petites Antilles ne possèdent que très peu de genres uniquement d'origine sud-américaine. On trouve exceptionellement les mêmes espèces que sur le continent, mais la majorité d'entre elles sont exclusivement cantonnées dans une ou plusieurs îles. La plus grande partie de cette faune est composée par des immigrants récents, et il est possible de distinguer plusieurs étapes de colonisation à partir de l'Amérique du Sud, d'après leur degré d'endémisme. On ne trouve pas de relation zoogéographique entre les Grandes et les Petites Antilles (voir une discussion très intéressante de la zoogéographie de nos groupes-exemples aux Antilles dans Matthews, 1966).

Source : MNHN, Paris

§ 24) L'Amérique du Sud possède une entomofaune formée essentiellement et presqu'exclusivement d'éléments anciens d'origine gondwanienne (voir le paragraphe 7) ou septentrionale : paléo-américains, avec une prépondérance des premiers. Ce que nous pouvons considérer comme un *Elément récent* n'est qu'un dérivé évolué sur place de ces lignées anciennes.

Nous avons étudiés deux des sous-régions composant la région néotropicale (voir Rapoport, 1968) : la sous-région de l'Amérique Centrale, qui comprend la zone de transition mexicaine jusqu'au lac de Nicaragua, et la sous-région antillaise.

Les autres sous-régions néotropicales reflètent fondamentalement des différences écologiques et c'est ce qui explique que leurs limites varient énormément suivant les auteurs, selon le groupe que ceux-ci utilisent pour l'analyse et l'étude des nécessités écologiques. Les jugements les plus généraux et d'une plus grande validité écologique et historique, applicables à un grand nombre de groupes, sont principalement ceux de Ringuelet et ceux dont Rapoport a effectué la synthèse.

En plus des deux sous-régions déjà mentionnées, Rapoport (1968) signale les sous-régions guyano-brésilienne, andino-patagonique et araucane.

La première comprend la grande forêt amazonienne, la plus grande et la plus riche du monde, avec des communautés tropicales très variées. Dans cette aire immense qui a conservé un climat tropical pendant le Cénozoïque évoluent des éléments gondwano-inabrésiens avec quelques très rares apports paléo-américains. Elle constitue le noyau central et dominant de l'entomofaune néo-tropicale qui irradie sur le reste du continent par les processus que nous avons signalés en exposant cette théorie.

La sous-région andino-patagonique nous paraît construite très artificiellement. Elle comprend des éléments guyano-brésiliens ayant eu en Patagonie un centre secondaire d'évolution, avec une adaptation à des conditions sèches et tempérées-froides. Ces éléments se mélangent avec quelques éléments paléantarctiques qui montent vers le nord. Nous avons déjà signalé qu'à travers les Andes s'étendent aussi bien des espèces d'origine paléantarctique que des lignées guyano-brésiliennes évoluées en Patagonie et dans le nord de l'Argentine. En Patagonie et dans les zones xérophiles argentines se rencontrent même quelques éléments paléo-américains de pénétration très ancienne. Au nord des Andes on trouve aussi de très rares représentants de ce que nous avons nommé le schéma de dispersion néarctique, avec des éléments paléo-américains mélangés aux éléments originaires des aires tropicales voisines, à entomofaune guyano-brésilienne. La sous-région andino-patagonique est donc une sous-région sans histoire zoogéographique propre, de composition hétérogène et dont les seules caractéristiques communes sont écologiques : les pluies rares, le climat tempéré-froid, dû à la latitude dans le sud et à l'altitude dans les Andes, et enfin l'isolement produit par des aires tropicales voisines.

La sous-région araucane, ou le district zoogéographique austral de la cordillère de Ringuelet, comprend les forêts de la Patagonie et du Chili. Son entomofaune est dominée, ainsi que sa flore, par des éléments paléantarctiques, à caractère fortement relictuel, et offre un grand contraste avec le reste de la région néotropicale.

Rapoport (1968 : 88) suppose que 87 % de sa faune indique des relations directes et exclusives entre l'Araucanie et la région australienne. Cet auteur propose et discute longuement sur l'opportunité de reconnaître une *région holantarctique* qui correspondrait à la distribution des lignées paléan-tarctiques aux extrémités australes des continents du sud. Nous croyons plus logique de reconnaître l'existence de cette sous-région araucane, car elle n'est pas isolée du reste du continent malgré ses grandes affinités extra-américaines ; en effet certains éléments guyano-brésiliens y pénètrent et plusieurs de ses groupes se répandent vers le nord en suivant la chaîne des Andes.

Nous tenons à remercier le Dr. Radu Racotta et Mme Mercédès Fernandez Castello pour toute l'aide qu'ils nous ont donnée pour la traduction en français de ce travail.

Source : MNHN, Paris

## APPENDICE 1.

### DISTRIBUTIONS DES TRIBUS, SOUS-TRIBUS ET GENRES DE LA SOUS-FAMILLE DES SCARABAEINAE

Cette liste est basée en grande partie sur celle de Halffter et Matthews (1966), mais elle présente cependant plusieurs modifications, surtout dans les Canthonina américains et les Phanaeina.

Dans toute analyse biogéographique, un des principaux problèmes est posé par les lacunes de la taxonomie du groupe. Mais les Scarabaeinae sont bien connus et l'on travaille actuellement sur ce groupe. Cependant quelques tribus ont encore besoin de révisions au niveau générique, en particulier les Dichotomina, et il est probable que l'Australie et les îles du Pacifique donnent asile à plus de genres que nous n'en connaissons.

Comme les Scarabaeinae constituent un groupe prédominant dans les régions tropicales et tempérées-tropicales, le terme « cosmopolite » indique une distribution dans toutes les régions intertropicales et tempérées-chaudes ; dans le cas unique du genre *Onthophagus* le terme est employé dans un sens plus large et comprend des espèces vivant dans des terres tempérées-froides de l'hémisphère nord.

Quand on indique « Amérique du Sud » ou « Néotr. » et que le contraire ne soit pas spécifié, le genre n'existe pas au Chili ni dans la partie australe de l'Argentine.

### SOUS-FAMILLE DES SCARABAEINAE
(= Coprinae)

### *TRIBU DES ONTHOPHAGINI*

Cosmopolite. Nettement moins abondantes dans l'hémisphère occidental, spécialement en Amérique du Sud où n'existent que quelques espèces, alors qu'on en trouve plus de 1 500 dans les régions tropicales du Vieux Monde. Leur souche écologique est occupée en partie en Amérique du Sud par de petits Dichotomina.

*Onthophagus* Latreille (= *Onthoellus* Balthasar). — On a pu diviser le seul genre de Scarabaeinae véritablement cosmopolite, malgré sa grande homogénéité ; on y trouve les sous-genres suivants, cantonnés pour la plupart dans les régions tropicales de l'Ancien Continent :

*Proagoderus* Lansberge, *Diastellopalpus* Lansberge, *Serrophorus* Balthasar, *Digitonthophagus* Balthasar, *Phanaemorphus* Balthasar, *Paraphanaeomorphus* Balthasar, *Strandius* Balthasar, *Colobonthophagus* Balthasar, *Gibbonthophagus* Balthasar, *Micronthaphagus* Balthasar, *Parascatonomus* Paulian, *Onthophagiellus* Balthasar, *Paronthophagus* Balthasar, *Endrodius* Balthasar, *Indachorius* Balthasar, *Pseudonthophagus* Balthasar, *Euonthophagus* Balthasar et *Onthophagus* Latreille.

*Mimonthophagus* Balthasar — Éthiop.
*Macropocopris* Arrow — Austr.
*Caccobius* Thompson — Paléarc., Oriental, Éthiop.
*Milichus* Péringuey — Éthiop.
*Cyobius* Sharp — Oriental.
*Anoctus* Sharp — Oriental.
*Caccophilus* Jekel — Éthiop.
*Phalops* Erichson — Ethiop., Oriental.

Source : MNHN, Paris

## *TRIBU DES ONITICELLINI*

SOUS-TRIBU DES ONITICELLINA.

Groupe d'origine septentrionale ; plus abondant dans les régions Ethiopienne et Orientale ; il manque en Australie. Avec une pénétration très ancienne dans le continent américain, les espèces qui y survivent actuellement présentent toutes des caractéristiques d'espèces relictes.

*Liatongus* Reitter — Éthiop., Oriental., une espèce dans l'ouest de l'Amérique du Nord, et deux espèces au Mexique avec une dispersion paléo-américaine.

*Oniticellus* Serville, avec les sous-genres *Euoniticellus* Janssens, *Paroniticellus* Balthasar et *Oniticellus* Serville. — Afrique et Eurasie ; en Amérique se rencontre seulement une espèce, qui constitue peut-être un sous-genre différent, dans les Grandes Antilles.

*Pseudoniticellus* Kraatz — Oriental.

*Scaptocnemis* Péringuey — Éthiop.

*Drepanoplatynus* Boucomont — Éthiop.

*Tiniocellus* Péringuey — Éthiop., Oriental.

*Tragiscus* Klug (= *Deronitis* Arrow) — Éthiop.

SOUS-TRIBU DES DREPANOCERINA.

Éthiopienne et Orientale, avec une espèce relicte à la Jamaïque (Antilles).

*Drepanocerus* Kirby (= *Cyptochirus* Lesne).

SOUS-TRIBU DES HELICTOPLEURINA.

Exclusive à Madagascar.

*Helictopleurus* Orbigny.

## *TRIBU DES ONITINI*

Principalement Éthiopienne, pour 75 % des espèces ; les trois genres restants sont pour 13 % paléarctiques et pour 12 % orientaux.

*Chironitis* Lansberge — Paléar., Éthiop., Oriental.

*Aptychonitis* Janssens — Éthiop.

*Onitis* Fabricius — Paléar., Éthiop., Oriental., avec quelques espèces en Nouvelle-Guinée.

*Tropidonitis* Janssens — Éthiop.

*Allonitis* Janssens — Éthiop.

*Bubas* Mulsant — Mediterranéen.

*Megalonitis* Janssens — Éthiop.

*Heteronitis* Gillet — Éthiop.

*Pleuronitis* Lansberge — Éthiop.

*Kolbeellus* Jacobs — Éthiop.

*Neonitis* Péringuey — Éthiop.

*Acanthonitis* Janssens — Éthiop.

*Gilletellus* Janssens — Éthiop.

*Anonychonitis* Janssens — Éthiop.

*Platyonitis* Janssens — Éthiop.

*Paronitis* Balthasar — Éthiop.

*Lophodonitis* Janssens — Éthiop.

*Epionitis* Balthasar — Éthiop.

Source : MNHN, Paris

## *TRIBU DES COPRINI*

SOUS-TRIBU DES DICHOTOMINA.

(= Pinotina). Avec une distribution gondwanienne prédominante dans l'ouest, les régions Néotropicale et Éthiopienne.

*Deltorrhinum* Harold — Néotr.
*Bdelyrus* Harold — Néotr.
*Bdelyropsis* Pereira, Vulcano et Martinez — Amérique Centrale.
*Pedaridium* Harold — Néotr.
*Aphengium* Harold — Néotr.
*Trichillum* — Néotr.
*Uroxys* Westwood — Néotr. Ce genre comprend actuellement, en plus des espèces de type Dichotominide, d'autres formes qui semblent appartenir aux Coprina. Il s'agit donc d'un genre artificiel qui doit être divisé en deux parties, l'une de forme typique Dichotomina, l'autre avec des caractéristiques de Coprina pour des espèces qui semblent cantonnées dans les chaînons des Andes.
*Pseduroxys* Balthasar — Néotr.
*Scatomus* Erichson — Néotr.
*Onthocharis* Westwood — Néotr.
*Ateuchus* Weber (= *Choeridium* Serville) — Néotr.
*Hypocanthidium* Balthasar — Néotr.
*Canthidium* Erichson — Néotr.
*Neocanthidium* Martinez, Halffter et Pereira — Néotr.
*Chalcocopris* Burmeister — Néotr.
*Holocephalus* Hope — Néotr.
*Dichotomius* Hope — (= *Pinotus* Erichson) — Néotr., avec une espèce au Chili.
*Isocopris* Pereira et Martinez — Néotr.
*Ontherus* Erichson — Néotr.
*Zonocopris* Arrow (= *Plesiocanthon* (Gillet) de position taxonomique douteuse — Néotr.

Les deux genres suivants ont été exclus par Edmonds (1972) des Phanaeina et restent provisoirement isolés dans une position incertaine, dans les Dichotomina. :

*Gromphas* Brullé — Néotr.
*Oruscatus* Bates — Néotr.

*Macroderes* Westwood — Éthiop.
*Sarophorus* Erichson — Éthiop.
*Pinacotarsus* Harold — Éthiop.
*Coptorhina* Hope (= *Frankenbergerius* Balthasar) — Éthiop.
*Delopleurus* Erichson — Éthiop., Oriental.
*Stiptopodius* Harold — Éthiop.
*Saproecius* Péringuey — Éthiop.
*Xinidium* Harold — Éthiop.
*Paropinotus* Harold — Éthiop.
*Caccobiomorphus* Balthasar — Éthiop.
*Aulonocnemis* Klug — Éthiop., Oriental.
*Disphysema* Harold — Oriental.
*Parachorius* Harold — Oriental.
*Paraphytus* Harold — Éthiop., Oriental (Japon inclus).
*Onychothecus* Boucomont — Oriental.

Source . MNHN, Paris

*Pedaria* Laporte — Éthiop., Austr.
*Heteroclitopus* Péringuey — Éthiop., Austr.
*Thyregis* Blackburn — Austr.

SOUS-TRIBU DES PHANAEINA.

Exclusivement américaine et nettement originaire de la sous-région guyano-brésilienne ; elle s'étend par le nord jusqu'à l'est et au sud-est des États-Unis. En Amérique du Sud elle manque au Chili et au sud de l'Argentine. La classification des Phanaeina que nous suivons est celle proposée par Edmonds (1972).

*Bolbites* Harold, genre de position douteuse dans les Phanaeina ; il marque peut être la transition entre ce groupe et les autres Coprini (Edmonds, 1972). — Néotr.

*Diabroctis* Gistel (= *Taurocopris* Olsoufieff) — Amérique du Sud.

*Sulcophanaeus* Olsoufieff — Amérique du Sud ; avec un groupe d'espèces suivant la forêt ombrophile jusqu'au sud du Mexique, et une espèce d'un groupe différent à la Jamaïque.

*Phanaeus* Mac Leay, avec deux groupes d'espèces : Le premier, sud américain, s'étend jusqu'aux aires tropicales du Mexique, en suivant un schéma de dispersion néo-tropical. Le deuxième est formé par deux ensembles : l'un qui s'étend depuis l'Amérique du Sud, l'extrême nord-ouest et une partie du nord de la côte du Pacifique, jusqu'au Mexique où il possède un centre important de diversification, avec des espèces qui suivent les schémas de dispersion dans le Haut plateau mexicain et la région néotropicale. L'autre ensemble a une aire de dispersion qui s'étend depuis la

FIG. 4. — Distribution de *Phanaeus quadridens* (Say). Les mêmes considérations que pour *Canthon humectus* dans la figure 2.

Source : MNHN, Paris

frontière mexicaine jusqu'à l'est et au nord-est des États-Unis et une partie très réduite du sud du Centre-ouest, avec un centre d'irradiation dans le sud-est des États-Unis, mais il manque aussi bien en Californie qu'en Basse-Californie. Le deuxième groupe d'espèces de *Phanaeus* peut être considéré comme de pénétration ancienne en Amérique du Nord et dans la zone de transition mexicaine, ayant évolué dans cette zone d'où il a irradié par la suite. Son premier ensemble se diversifie complètement dans cette zone, au nord-ouest de l'Amérique du Sud qui semble avoir été envahie depuis l'Amérique Centrale en suivant des cycles différents et complexes d'expansion et de diversification, centrés dans les hauts plateaux, la dépression de la rivière Balsas et le sud du Mexique central. Le deuxième ensemble a évolué aux États-Unis.

*Oxysternon* Castelnau, avec deux sous-genres en Amérique du sud tropicale.

*Coprophanaeus* Olsoufieff, avec trois sous-genres. Deux (*Metallophanaeus* et *Megaphanaeus*) sont sud-américains ; le troisième (*Coprophanaeus* s. str.) s'étend de l'Amérique du Sud jusqu'à la zone de transition mexicaine, suivant le schéma de dispersion néotropical.

*Dendropaemon* Perty, avec trois sous-genres, tous exclusivement Sud-américains.

*Tetramereia* Klages — Amérique du Sud.

*Homalotarsus* Janssens — Amérique du Sud.

*Megatharsis* Waterhouse — Équateur.

SOUS-TRIBU DES ENNEARABDINA.

Argentine.

*Enneárabdus* Lansberge — Argentine.

SOUS-TRIBU DES COPRINA.

Cosmopolite, très probablement d'origine septentrionale ; près de 65 % des espèces sont Éthiopiennes.

*Heliocopris* Hope (Il s'agit probablement d'un Dichotomina) — Éthiop., Oriental.

*Copridaspidus* Boucomont — Éthiop., Oriental.

*Catharsius* Hope, avec les sous-genres *Metacatharsius* Paulian — Éthiop., *Catharsius* Hope — Éthiop., Oriental.

*Synapsis* Betes — Oriental., Paléar.

*Microcopris* Balthasar — Éthiop.

*Pseudocopris* Ferreira — Éthiop.

*Copris* Müller, avec les sous-genres *Litocopris* Waterhouse — Éthiop., *Paracopris* Balthasar — Éthiop. et *Copris* Müller, — Cosmopolite, sauf en Australie.

Toutes les espèces américaines appartiennent au sous-genre *Copris*. Leur séparation nette en deux groupes a été interprétée par Matthews (1961 : 33) comme le résultat probable de deux invasions de formes ancestrales originaires d'Asie. La dispersion en Amérique est du type paléo-américain. Un des groupes comprend deux ensembles d'espèces : l'un limité à l'est des États-Unis, l'autre répandu dans les terres basses tropicales qui se prolongent depuis le Mexique jusqu'à l'Équateur. L'autre groupe est cantonné dans les Hauts Plateaux et les montagnes de la zone de transition mexicaine jusqu'au Costa-Rica et au volcan de Chiriqui (Matthews, 1961 ; Matthews et Halffter, 1968) avec un complexe d'espèces dérivées dans l'est des États-Unis. Une espèce fossile de ce deuxième groupe a été trouvée dans le Pléistocène de Californie (op. cit. 160-161).

Les espèces de Coprina, actuellement incluses dans le genre *Uroxys* (Dichotomina) se rencontrent en Équateur et dans les chaînons de la région centrale des Andes.

*Palaeocopris* Pierce, fossile du Pléistocène, de position incertaine dans la tribu. — Californie.

*Coptodactyla* Burmeister, avec les sous-genres *Boucomontia* Paulian et *Coptodactyla* Burmeister. — Austr.

*Arrowianella* Paulian — Austr.

*Pseudopedaria* Felsche — Éthiop.

*Scatimus* Erichson — Néotr.

Source : MNHN, Paris

## *TRIBU DES SCARABAEINI*

SOUS-TRIBU DES EUCRANIINA.

Néotropicale.
*Anomiopsoides* Blackwelder (= *Anomiopsis* Burmeister) — Argentine.
*Glyphoderus* Westwood — Argentine.
*Eucranium* Brullé — Néotr.

SOUS-TRIBU DES SISYPHINA.

D'origine probable septentrionale, elle domine dans les régions tropicales de l'Ancien Continent, mais a eu une large expansion ancienne.
*Sisyphus* Latreille — Éthiop., Paléarc., Oriental., Mexique et Nicaragua, dans la zone de transition mexicaine, avec une dispersion paléo-américaine très fragmentée, de type relictuel.
*Nesosisyphus* Vinson — île Maurice.

SOUS-TRIBU DES GYMNOPLEURINA.

Ancien Continent, nette origine septentrionale.
*Gymnopleurus* Illiger — Paléar., Éthiop., Oriental.
*Paragymnopleurus* Shipp — Oriental, Célèbes inclus.
*Garreta* Janssens — Éthiop., Paléar., Oriental.
*Allogymnopleurus* Janssens — Éthiop., Oriental.

SOUS-TRIBU DES SCARABAEINA.

Ancien Continent, particulièrement dans les régions tropicales ; origine septentrionale indéniable.
*Pachysoma* MacLeay — Éthiop.
*Neopachysoma* Ferreira — Éthiop.
*Mnematium* MacLeay — Éthiop.
*Neomnematium* Jannsens — Madagascar, une espèce.
*Scarabaeus* Linnaeus, avec les sous-genres *Kheper* Janssens, *Scarabaeolus* Balthasar et *Scarabaeus* Linnaeus — Éthiop., une espèce à Madagascar, Paléarc.
*Neateuchus* Gillet — Éthiop.
*Madateuchus* Paulian — Madagascar.
*Drepanopodus* Janssens — Éthiop.
*Pachylomera* Kirby — Éthiop.
*Circellum* Latreille — Éthiop.
*Sceliages* Westwood — Éthiop.
*Sebasteos* Westwood — Éthiop.
*Ateuchites* Meunier (fossile) — Paléar.

SOUS-TRIBU DES CANTHONINA.

Origine gondwanienne. C'est en Amérique, particulièrement dans la région néo-tropicale que l'on rencontre le plus grand nombre d'espèces ; dans cette région ce groupe atteint sa plus grande importance, tant pour le nombre des individus que pour son importance écologique. Ensuite vient la région australienne, bien que la connaissance imparfaite de sa faune, actuellement encore à l'étude, ne permette pas de se faire une idée exacte de sa richesse. Le critère taxonomique que nous suivons ici a été défini dans la Monographie de Halffter et Martinez, (1966, 1967, 1968) particulièrement dans sa quatrième partie, actuellement sous presse.

Source : MNHN, Paris

*Eudinopus* Burmeister — Argentine.
*Megathoposoma* Balthasar — zone de transition mexicaine, de Chiapas au Costa-Rica.
*Megathopa* Eschscholtz — sud de l'Amérique du Sud ; une espèce habite le Chili central.
*Malagoniella* Martinez, avec le sous-genre *Malagoniella*, sud-américain, avec une espèce dans la zone de transition mexicaine (schéma de dispersion néo-tropical) et le sous-genre *Megathopomima* Martinez, en Amérique du Sud.
*Streblopus* Lansberge (= *Streblopoides* Balthasar) — Amérique du Sud, avec une distribution relictuelle très discontinue.
*Canthonella* Chapin (= *Ipselissus* Olsoufieff) — distribution discontinue en Amérique du Sud, avec un groupe d'espèces dans les Grandes Antilles.
*Agamopus* Bates — Amérique du Sud, jusqu'en Amérique Centrale (Salvador).
*Sinapisoma* Boucomont — Amazonie, Guyane.
*Paracanthon* Balthasar — Néotr.
*Pseudocanthon* Bates (= *Opiocanthon* Paulian) — Néotropical ; entre dans la zone de transition mexicaine, avec des espèces dans les Grandes et les Petites Antilles.
*Canthochilum* Chapin (= *Antillacanthon* Vulcano et Pereira ; = *Chopincanthon* Vulcano et Pereira) — Grandes Antilles.
*Deltochilum* Eschscholtz, avec 9 sous-genres — Amérique du Sud ; pénètre dans la zone de transition mexicaine et le sud-est des États-Unis selon le schéma de dispersion néotropical.
*Cryptocanthon* Balthasar — Néotropical.
*Canthotrypes* Paulian — Amazonie.
*Scybalophagus* Martínez — Argentine, chaîne Andine jusqu'au Pérou.
*Xenocanthon* Martinez — Argentine et Brésil.
*Goniocanthon* Pereira et Martinez — Amérique du Sud.
*Melonocanthon* Halffter — États-Unis.
*Canthon* Hoffmannsegg, avec les sous-genres suivents : *Peltecanthon* Pereira — Amérique du Sud ; *Trichocanthon* Pereira et Martínez — Néotropical ; *Boreocanthon* Halffter — États Unis et Mexique ; *Nesocanthon* Pereira et Martinez — Grandes Antilles ; *Glaphyrocanthon* Martinez (= *Geocanthon* Pereira et Martinez) — Amérique du Sud, pénètre dans la zone de transition mexicaine jusqu'aux États-Unis, suivant une dispersion néotropicale ; *Pseudepilissus* Martínez — Amérique du Sud ; *Deltepilissus* Pereira — Amérique du Sud ; *Francmonrosia* Pereira et Martinez — Amérique du Sud ; *Canthon* Hoffmansegg — Depuis la frontière du Canada jusqu'en Argentine, sauf dans l'extrême sud et au Chili.
*Tetraechma* Blanchard — Argentine.
*Holocanthon* Martínez et Pereira — Amérique du Sud.
*Anisocanthon* Martinez et Pereira — Amérique du Sud.
*Canthonidia* Paulian — Amérique du Sud.
*Scybalocanthon* Martínez, avec les sous-genres *Vulcanocanthon* Pereira et Martinez : Argentine — *Scybalocanthon* — de l'Amérique Centrale à la Bolivie ; *Canthomoechus* Pereira et Martinez — Amérique du Sud.
*Anochalcos* Hope — Éthiop.
*Gyronotus* Lansberge — Éthiop.
*Byrrhidium* Harold (= *Elassocanthon* Kolbe) — Éthiop.
*Epirhinus* Reiche — Éthiop.
*Pseudoepirinus* Ferreira — Éthiop.
*Aphengoecus* Péringuey — Éthiop.
*Odontoloma* Boheman — Éthiop.
*Epilissus* Reiche — Madagascar, Afrique du Sud, Austr.
*Apotolampus* Olsoufieff — Madagascar.
*Arachnodes* Westwood, avec les sous-genres *Pseudarachnodes* Lebis et *Arach nodes* Westwood — Madagascar.
*Epactoides* Olsoufieff, avec les sous-genres *Aleiantus* Olsoufieff et *Epactoides* Olsoufieff — Madagascar.

Source : MNHN, Paris

*Nanos* Westwood — Madagascar.
*Sphaerocanthon* Olsoufieff — Madagascar.
*Nesovinsonia* Martinez et Pereira — île Maurice.
*Phacosomoides* Martínez et Pereira — île Maurice.
*Phacosoma* Boucomont — Oriental.
*Cassolus* Sharp — Oriental.
*Pycnopanelus* Arrow — Oriental.
*Panelus* Lewis — Oriental, Japon, Austr., Éthiop.
*Lepanus* Balthasar — Austr.
*Monoplistes* Lansberge — Austr.
*Temnoplectron* Westwood — Austr.
*Tesserodon* Hope — Austr.
*Sauvagesinella* Paulian — Austr.
*Cephalodesmius* Westwood — Austr.
*Canthonosoma* MacLeay — Austr.
*Aulacopris* White — Austr.
*Coproecus* Reiche — Austr.
*Heteroateuchus* Paulian — Austr.
*Ignambia* Heller — Nouvelle-Calédonie.
*Labroma* Sharp — Austr.
*Mentophilus* Laporte — Austr.
*Onthobius* Reiche — Nouvelle-Calédonie.
*Saphobius* Sharp — Nouvelle-Zélande.
*Paraphacosomoides* Balthasar — Austr.

SOUS-TRIBU DES ALLOSCELINA.

Éthiopienne et Orientale.
*Alloscelus* Boucomont — Éthiop.
*Megaponerophilus* Janssens — Éthiop.
*Afroharoldius* Janssens — Éthiop.
*Freyus Balthasar* — Éthiop.
*Haroldius* Boucomont — Oriental.
*Ponerotrogus* Silvestri — Oriental.

### *TRIBU DES EURYSTERNINI*

Néotropicale.
*Eurysternus* Dalman — Amérique du Sud et zone de transition mexicaine, avec une dispersion néotropicale

Le genre *Platyphymatia* Waterhouse d'Australie n'est pas un Sisyphina, suivant l'opinion d'Éric G. Matthews, (in litt.) ; il doit beaucoup plus probablement constituer une sous-tribu indépendante, avec peut être des affinités lointaines avec les Eurysternini.

## APPENDICE 2.

## ANCIENNETÉ DES SCARABAEINAE.

Les plus anciens Pterygota montrant une vénation ailaire bien développée appartiennent au Carbonifère (Sharov, 1966 : 114-115) ; ces Insectes, placés par Kukalova dans la famille des Paoliidae,

Source : MNHN, Paris

sont connus maintenant par un bon nombre de genres et d'espèces (selon Sharov 1966 : 114-115). Sharov considère que les Paoliidae ont des ailes nettement différentes de celles des Paléodictyoptera, quoique le plan général de vénation soit similaire dans ces deux groupes. Pour Sharov cette famille formerait un ordre, les Protoptera, dans l'infra-classe des Archoptera qui comprend également *Eoptera*. Les Protoptera constitueraient le premier groupe d'Insectes ailés avec vénation et c'est d'eux que proviendraient aussi bien les Palaeoptera que les Neoptera. Dans le cadre des Neoptera (Oligoneoptera) les Coleoptera apparaissent au début du Permien.

Les fossiles de Coléoptères, qui appartiennent peut être à la famille des Scarabaeidae, sont *Aphodiites prologaeus* Heer du Lias et *Geotrupoides lithograficus* Dieckmüller du Jurassique (Balthasar, 1956 : 85 ; Halffter, 1959). Selon Balthasar les restes fossiles que l'on peut attribuer avec certitude à la famille des Scarabaeidae n'apparaissent qu'après le début du Cénozoïque, et à part une exception plus ancienne, seulement à l'Oligocène. Il faut mentionner cependant que Crowson (1955 : 42) cite un Geotrupinae du Crétacé de Chine, mais ce sont surtout les boules de nidification fossiles de Scarabaeinae, découvertes en Amérique du Sud, qui présentent une grande importance. Nous nous sommes référés à ces boules en deux occasions (Halffter, 1959 ; Halffter et Matthews, 1966 : 153-155) ; nous les avons examinées et nous en disposons maintenant d'une certaine quantité, ce qui permet de les étudier. Les plus anciennes appartiennent au Crétacé selon Roselli et correspondent au grès rouge de Colonia en Uruguay ; il existe quelques doutes sur l'ancienneté de ce grès rouge et Frenguelli considère qu'il appartient plutôt au Miocène, mais le problème de son âge exact continue à se poser. Ce dernier auteur décrit de nombreuses boules trouvées dans l'Oligocène Inférieur et Moyen et le Miocène d'Argentine. Nous avons examiné les boules de l'Uruguay ainsi que celles de l'Argentine, les exemplaires étudiés par Frenguelli ainsi que d'autres spécimens nouveaux mis à notre disposition par le Dr. Rosendo Pascual du Musée de la Plata. Il n'y a pas de doute qu'il s'agisse bien de boules de nidification de Scarabaeinae. D'après leurs caractéristiques, nous n'hésitons pas à les attribuer pour la plupart au genre *Phanaeus* (Coprini, Phanaeina), car, parmi celles que nous avons ouvertes et étudiées, beaucoup sont exactement semblables à celles que les Scarabés de ce genre construisent actuellement. Un autre genre auquel on pourrait les attribuer est *Dichotomius* (Coprini, Dichotomina), dont une seule espèce, à notre connaissance fabrique des boules semblables à celles de *Phanaeus*.

Frenguelli a attribué quelques boules de l'Oligocène et du Miocène au genre *Mégathopa*, maintenant scindé en deux genres nouveaux : *Megathopa* et *Malagoniella* (Scarabaeinae, Canthonina) ; cette hypothèse se soutient, car quelques *Malagoniella* actuels recouvrent leurs boules de nidification d'une couche d'argile.

La fabrication d'une boule de nidification de fumier ou de charogne recouverte d'une couche soigneusement disposée d'argile ou de terre argileuse, avec une chambre supérieure pour l'œuf, peut être considérée comme une forme de nidification très évoluée (voir une longue discussion dans Halffter et Matthews 1966,). A notre connaissance, la fabrication de ce genre de boule de nidification recouverte d'argile fait supposer l'existence d'un comportement sexuel complexe ainsi que d'une élaboration perfectionnée, que l'on ne rencontre que dans le Groupe II de nidification, d'après la dénomination de Halffter et Matthews (1966) ; cet ensemble de Coprini dériverait sans aucun doute du Groupe I, plus primitif.

Le mécanisme de protection de la boule de nidification par une couche extérieure de terre se rencontre chez quelques espèces appartenant à différentes espèces de Scarabaeinae. Dans le Groupe II déjà mentionné, où la protection avec de la terre atteint sa plus grande perfection, ce mécanisme n'apparaît que chez les formes gondwaniennes : les Phanaeina, très évolués, appartenant seulement à la région néotropicale avec une radiation secondaire en Amérique du Nord ; dans une espèce du genre néotropical *Dichotomius*, dont les différentes espèces vont de la nidification primitive du Groupe I, avec une simple galerie d'alimentation, jusqu'à la protection argileuse de leurs boules de nidification ; et dans un genre éthiopien et oriental, *Heliocopris*, qui selon nous rentre dans les Dichotomina (voir Halffter et Matthews, 1966 : 139). Chez les Coprini, l'équivalent d'origine septentrionale, non gondwanienne, des sous-tribus Phanaeinae et Dichotomina est représenté par la sous-tribu des Coprina. Son origine et sa dispersion peuvent se situer dans l'hémisphère nord, bien qu'elle présente un grand développement en Afrique et un moindre dans l'Inde, comme il arrive pour beaucoup de groupes ayant la même

Source : MNHN, Paris

origine. Elle n'offre qu'une représentation pauvre dans les continents de l'hémisphère sud restés plus isolés, Amérique du Sud (schéma de dispersion paléo-américain) et Australie. Cette sous-tribu, substitut taxonomique et écologique des Phanaeina et Dichotomina, a développé également un comportement très évolué, mais totalement différent, sans protection de la boule de nidification par une couche de terre.

Chez le reste des Scarabaeinae, plusieurs genres de Canthonina américains de la tribu des Scarabaeini, couvrent leurs boules de nidification avec de la terre. A notre connaissance le même procédé se rencontre aussi chez un Sisyphina de l'île Maurice, le genre *Nesosisyphus* qui fabrique des petites boules, et chez quelques espèces du genre néotropical *Eurysternus* (Eurysternini). (travaux non publiés)

La discussion précédente sur la nidification des Scarabaeini montre que :

1) l'élaboration des boules de nidification recouvertes de terre constitue un procédé correspondant à des étapes très évoluées du comportement du groupe ;

2) jusqu'à présent ce comportement n'est connu que chez des groupes considérés comme gondwaniens, à l'exception de *Nesosisyphus*, appartenant à une sous-tribu qui suit en Amérique le schéma de dispersion paléo-américain ;

3) des boules fossiles qui correspondent à ce type ont été trouvées en très nombreux exemplaires, uniquement en Amérique, dans des terrains remontant à l'Oligocène, ou au Crétacé si la datation des couches de l'Uruguay se confirmait ;

4) ces boules de nidification pourraient appartenir, pour la plupart, à des groupes très semblables aux *Phanaeus* et *Dichotomius* actuels ; quelques-unes ressemblent à celle d'un Scarabaeini du type *Malagoniella*.

En conclusion, ces groupes, exclusivement gondwaniens, non seulement existaient à l'Oligocène, mais ils avaient déjà établi à cette époque des normes très complexes de comportement. Ces particularités de comportement sont caractéristiques des genres ou même des espèces d'un genre *(Dichotomius)* ; on doit donc supposer que ces niveaux de différenciation taxonomique existaient déjà à l'Oligocène.

Le procédé précis et complexe qui atteint son sommet dans la formation par la femelle d'une boule de nidification recouverte de terre, ne peut être apparu tout à coup ; nos connaissances sur l'évolution du comportement nous permettent de supposer que les ancêtres de ces groupes, qui ont une distribution fossile et actuelle gondwanienne, principalement américaine, nous y insistons, remontaient au Jurassique Moyen. Cette ancienneté s'accorderait avec le schéma d'évolution des Insectes, comme avec l'identification des groupes mentionnés comme gondwaniens.

En accord avec le schéma évolutif général du groupe, Halffter et Matthews (1966) supposent que les Scarabaeinae, qui constituent un groupe naturel, essentiellement coprophage et secondairement partiellement nécrophage, habitant l'Amérique du Sud, évoluèrent à partir des Scarabaeidae les plus primitifs, saprophages, pendant le Mésozoïque ; cette évolution fut sans doute favorisée entre autres raisons, par l'apparition en abondance d'excréments de Vertébrés terrestres. Seule une telle ancienneté permet d'expliquer la diversification et la spécialisation en différents modèles de comportement et de domaines écologiques que présentent les Scarabaeinae ; elle permet également d'expliquer l'apparition de changements morphologiques profonds en corrélation avec ces différents modèles de comportement : pièces buccales avec les parties incisives membraneuses (Halffter et Matthews, 1966 ; 241-248) ; changements dans la morphologie de la larve de la pupe en relation directe avec le développement à l'intérieur de la boule de nidification (loc. cit. : 180-186 ; Edmonds et Halffter, 1972) ; changements anatomiques du tube digestif liés à l'alimentation à base des micro-organismes du fumier (loc. cit. : 244-248 ; Halffter et Matthews, 1971) et l'extraordinaire réduction des ovaires et des ovarioles qui se rencontre chez tous les Scarabaeinae, principalement chez ceux possédant une nidification plus évoluée (loc. cit. ; 249-252), réduction qui ne permet la survivance de l'espèce qu'avec l'utilisation de ces systèmes de nidification si efficients, qui diminuent drastiquement la mortalité des formes juvéniles.

Source : MNHN, Paris

## BIBLIOGRAPHIE

1968 (1970). Ball, C. E. — Barriers and Southward dispersal of the boalcretic boreomoutano element of the family Carabidae in the mountains of Mexico. *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.*, 17 : 91-112.
1956. Balthasar, V. — Fauna CSR, 8 : Lamellicornia, 1, 287 pags. Ceskoslovenská Akademie Věd, Praha.
1955. Crowson, R. A. — The Natural Classification of the Families of Coleoptera. Nathaniel Lloyd & Co., Ltd. London, 187 pags.
1957. Darlington Jr., Ph. J. — Zoogeography : the Geographical Distribution of Animals. John Wiley & Sons, Inc., 675 pags.
1965. Darlington Jr., Ph. J. — Biogeography of the Southern End of the World. Distribution and history of far-southern life and land, with an assessment of Continental Drift. Harvard University Press, 236 pags.
1931. Dunn, E. R. — The herpetological fauna of the Americas. *Copeia*, 1931 : 106-119.
1971. Enmonds, W. D. et G. Halffter. — A Taxonomic and Biological Study of the Immature Stages of some new world Scarabaeinae (Coleoptera : Scarabacidae). *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.*, 20 (en presse).
1972. Enmonds, W. D. — Comparative Skeletal Morphology, Systematics and Evolution of the Phanaeine Dung Beetles (Coleoptera : Scarabaeidae). *University of Kansas Science Bull.*, 49 (11) : 731-874.
1959. Halffter, G. — Etologia y Paleontologia de Scarabaeinae. *Ciencia* (Méx.), 19 (8-10) : 165-178.
1962. Halffter, G. — Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zool. Mex.*, 5 (4-5) : 1-17.
1962. Halffter, G. et A. Martinez. — Monografía del género *Ceratotrupes* Jekel (Coleop., Scarab., Geotr.), *Ciencia* (Méx.), 21 (4) : 145-159, 2 pl., 1 carte.
1964a. Halffter, G. — La Entomofauna Americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entom. Mexicana*, 6 : 1-108, 9 cartes.
1964b. Halffter, G. — Las regiones Neártica y Neotropical desde el punto de vista de su Entomofauna. Anais de Segundo Congresso Latino-Americano de Zoologia, Sao Paulo, 1 : 51-61.
1965. Halffter, G. — Algunas ideas acerca de la Zoogeografia de América. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 26 : 1-16.
1966. Halffter, G. et E. G. Matthews. — The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entom. Mexicana*, 12-14 : 1-312.
1966. Halffter, G. et A. Martinez. — Revisión Monográfica de los Canthonina Americanos (Coleoptera, Scarabaeidae) (1a. parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 27 : 89-177, 7 pl.
1967. Halffter, G. et A. Martínez. — Revisión Monográfica de los Canthonina Americanos (Coleoptera, Scarabaeidae) (2a. parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 28 : 79-116, 1 pl.
1968. Halffter, G. et A. Martínez. — Revisión Monográfica de los Canthonina Americanos (Coleoptera, Scarabaeidae) (3a parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 29 : 209-290, 9 pl.
1963. Howden, H. F. et A. Martínez. — The New Tribe Athyreini and its included Genera (Coleoptera : Scarabaeidae, Geotrupinae). *Canadian Entom.*, 95 (4) : 345-352.
1966. Hurley, P. M. — The Confirmation of Continental Drift. *Scientific American*, 218 (4) : 52-64.
1961. Jrannel, R. — La Gondwanie et le peuplement de l'Afrique. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., sér. in-8°, Sc. Zool.*, n° 102, 161 pp., Tervuren, Belgique.
1915. Matthew, W. D. — Climate and Evolution. *N. Y. Acad. Sci.* 24 : 171-318. Repriated 1939, *Spec. Publ. N. Y. Acad. Sci.* 1, 223 pags.
1961. Matthews, E. G. — A Revision of the Genus *Copris* Müller of the Western Hemisphere (Coleoptera, Scarabacidae). *Entomologica Americana* (*New Series*), 61, 139 pags, 8 pl.
1966. Matthews, E. G. — A Taxonomic and Zoogeographic Survey of the Scarabaeinae of the Antilles (Coleoptera : Scarabaeidae). *Mem. Amer. Ent. Soc.*, 21, 133 pags.
1968. Matthews, E. G. et G. Halffter. — New data on American *Copris* with discussion of a fossil species (Coleopt., Scarab.). *Ciencia* (Méx.), 26 (4) : 147-162.
1968. Rapoport, E. H. — Algunos problemas biogeográficos del Nuevo Mundo con especial referencia a la Region Neotropical. *in* : Delamare Deboutteville, C. & E. H. Rapoport (Eds.) « Biologie de l'Amérique Australe », 4 : 55-110, *Ed. C.N.R.S.*, Paris.
1962. Ruig, O. — Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana*, 2 (8) : 131-140.
1968. Ruig, O. — Peuplement en vertébrés tétrapodes de l'Amérique du Sud. *in* : « Biologie de l'Amérique Australe », 4 : 215-260. *Ed. C.N.R.S.*, Paris.

Source : MNHN, Paris

1940. Simpson, G. G. — Mammals and land bridges. *J. Washington Acad. Sci.* 30 : 137-163.
1966. Sharov, A. G. — Basic Arthropodan Stock. Pergamon Press., 271 pags.
1949. Smith, H. M. — Herpetogeny in Mexico and Guatemala. *Ann. Assoc. Amer. Geog.*, 39 (3) : 219-238.
1969. Udvardy, M. D. F. — Dynamic Zoogeography with Special Reference to Land Animals. Van Nostrand Reinhold Company, 445 pags.

## DISCUSSION

*Intervention du Professeur R. Paulian.*

Si, en apparence, la faune de Scarabéides coprophages malgaches peut sembler plus nettement gondwanienne, avec affinités australiennes, que la faune africaine, il peut s'agir d'une apparence due au fait que la faune malgache ne comporte pas d'Ongulés. Aussi les *Canthonina* malgaches, humicoles, ont pu se diversifier à partir de quelques types isolés, tandis que les *Scarabaeina* n'ont pas trouvé de niches favorables et sont restés isolés. Mais le poids taxonomique de ces *Scarabaeina* est aussi considérable, sinon plus, que celui des *Canthonina*.



Source : MNHN, Paris

# A REEXAMINATION OF THE SIMILARITIES BETWEEN THE FRESHWATER FISHES OF AFRICA AND SOUTH AMERICA

by William A. Gosline

The similarities between the freshwater fishes of South America and Africa have long attracted attention. Ichthyologists have frequently been blunt about implications. Eigenmann in 1910 (1910b, p. 1) wrote, in part : " ... the fauna of tropical South America has had a common origin with that of Africa ". Regan in 1922 (p. 206) was somewhat more specific : " It seems reasonable to believe that in early Cretaceous times, South America and Africa formed one continent... '. What Regan considered " reasonable " in 1922 seemed quite unreasonable to a large number of people in the ensuing 40 years, and in the controversy that developed, the underlying and unsolved problems of fish distribution in Africa and South America were lost from sight. Though these problems will not be solved here, they will at least be brought to light and examined, and some evidence bearing on them will be provided. (Only the tropical fishes will be considered ; the very small temperate-zone freshwater fish faunas of South America and Africa present different zoogeographic problems.)

The basic distributional data for the freshwater fishes of Africa and South America are readily available, e.g., in Darlington (1957). The only catalogue covering all South American freshwater fishes remains that of Eigenmann (1910a). Poll (1957) provided an account of the African freshwater genera, which supersedes Boulenger's (1909-1916) " Freshwater Fishes of Africa ".

The three large tropical freshwater fish faunas of the world today are those of South America, Africa and Southeast Asia, and it is with the interchanges among these three that the present paper will be concerned. Certain freshwater groups occur today in all three major areas, but Africa has some major groups in common *only* with Southeast Asia and another *only* with South America. Finally, both South America and Africa have endemic groups. The problem is to provide a coherent causal explanation for these various distributional patterns.

In dealing with the zoogeography of freshwater fishes, the first question that arises is that of barriers to dispersal. Where the fish faunas of two or more separate continents are dealt with, a major barrier is the sea. However, with adjacent continents, it becomes advisable to examine the possibility of other types of barriers as well. Intercontinental land connections do not necessarily mean that freshwater fishes have been able to cross them. For example, freshwater fishes have been very slow to move along narrow, high intercontinental connections with few longitudinal watersheds, such as that between North and South America (Miller 1966, Myers 1966). Again, the land connection between Africa and Southeast Asia now forms an almost impassable barrier between the fish faunas of these two regions. This appears to be primarily because of the aridity of much of the Middle East today, and such fishes as now occur there (see, for example, Berg, 1949, Kosswig 1952, Pellegrin 1928, Steinitz 1954) seem to be chiefly Palearctic forms, probably left behind from wetter Pleistocene periods. One factor of possible but unknown zoogeographic significance is that fishes with the greatest ability

I would like to thank Drs Robert R. Miller and Tyson R. Roberts for their comments on the original draft of this paper and Dr. Th. Monod for, among other things, making pre-publication information available to me in regard the Eocene characin teeth described elsewhere in this volume.

Source : MNHN, Paris

to cross montane or climatic barriers may be of a quite different sort from those best able to surmount marine barriers to freshwater fish dispersal.

As to marine barriers, much has been written on the subject (cf. Myers 1949), which is considerably more complex than a casual reading of the literature might suggest. In the first place, the physical environment, in at least certain areas, complicates matters by blurring the distinction between fresh waters and the sea. For example, surface lenses of fresh water may be carried well offshore from the mouths of such rivers as the Amazon. Again, where the scacoast is bordered by marshes, the possibility that at least certain freshwater fishes can work along the inner borders of the marsh areas from one river mouth to the next is greatly enhanced.

As for the fishes themselves, there appear to be few, if any, freshwater groups that cannot tolerate brackish or salt water. A rather brief search of the literature provides brackish-water or marine records for representatives of all but two of the larger groups of African and South American freshwater fishes. (The two exceptions are the mormyrids and gymnotids, but Mr. Cichocki tells me that he has taken *Gymnotus* in brackish water). The literature records are as follows :

— Osteoglossiformes. The fossil *Brychaetus*, if it is really an osteoglossiform fish (see Patterson's paper in this volume) was marine.

— Cypriniformes (= Ostariophysi of older authors). A Japanese cyprinid, *Tribolodon taczanowskii*, appears to have a sea-going anadromous form (Okada 1960). Miller (1965) has taken the American characin, *Astyanax*, from a mangrove area in Mexico, and Chardon (1967) lists brackish-water records for two African characins. Chardon also provides marine or brackish-water records for four families of catfishes, and Lowe (1962, p. 687) adds the Pimelodidae.

— Cyprinodontiformes. Marine records are too numerous to cite.

— Perciformes. Among the nandids, *Nandus marmoratus* inhabits " fresh and brackish water of India and Burma " (Day 1889, p. 82). Among cichlids, at least one species of *Tilapia* is able not only to live, but breed successfully in sea water.

— Synbranchiformes. *Synbranchus*, at least in the Indo-Australian region, inhabits " fresh and brackish water " (Weber & de Beaufort 1916, p. 416).

That salinity alone is no lethal barrier to freshwater fish groups is sufficiently shows by the preceding records. Nevertheless it would be strange if the marine environment, which differs from fresh water not only in salinity, but also in the nature of its food supplies, predators, and cover, did not form at least a partial barrier to the dispersal of freshwater fishes. Asa working hypothesis it might be suggested that because the sea differs more in the totality of environmental factors from hill streams than it does from large rivers and swamps, the sea would provide a greater barrier for hill-stream fishes than for forms normally living in large rivers and swamps. That such is the case at least within the catfish family Aspredinidae is borne out hy Myer's (1961) paper.

In the final analysis, the best measure of the extent to which the sea has formed a barrier to freshwater fish dispersal is the distribution of the fishes. For exemple, the presence of native cyprinodonts and a synbranchid on West Indian islands (Myers 1938) and of cichlids in the West Indies and Madagascar suggests that a marine environment does not present a very severe barrier to the dispersal of these fishes. For the other South American and African freshwater fish groups, it would seem best to hold open the possihility of at least a limited coastwise dispersal for some members.

From this point on, the discussion will be centered on a single order, the Cypriniformes (Ostariophysi). There are several reasons for this procedure. The Cypriniformes is the largest order of freshwater fishes, with approximatively 6,200 species (Cohen 1970), and its members dominate the tropical, and for that matter temperate, waters of all continents except Australia. The other tropical fishes and their distribution are thus to a greater or lesser extent peripheral ot the cypriniform fishes and hence to the subject at hand. Finally, cypriniform classification and zoogoeography (Regan 1922, Rossi 1951, Chardin 1967) have already received considerable attention. The basic information regarding the Cypriniformes will be summarized briefly. (This does not seem the proper place to review in detail the large amount of recent systematic work on cypriniform fishes. Suffice it only to say that working out phylogenetic lineages in a group with as much adaptive radiation as has occurred in the Cypriniforms is a difficult process, and that much remains to be done).

Source : MNHN, Paris

That the cypriniform fishes are monophyletic is strongly indicated by the presence of a complicated and unique set of Weberian ossicles in all individuals, and by other less trenchant and less constant features. The cypriniform fishes are divided into two morphologically well-separated groups : the siluroids (catfishes) and the cyprinoids (characins, gymnotids or " electric eels " and the cerps and their allels). Both of these suhorders are abundantly represented throughout the tropical end temperate freshwaters of the continents other than Australia. Despite the marine records (see above) and the two marine catfish families, there seems every reason to believe that the origin and diversification of the cypriniform fishes took place in fresh water (for a different hypothesis, see Patterson's paper in this volume).

The catfishes seem to represent a tremendous adeptive radiation around one main theme. The most primitive living catfish is *Diplomystes* of the Andean foothills of Chile and Argentina, where it is presumably relict. Aside from *Diplomystes*, the hesic catfish stock today is represented by a group of closely related families — Ictaluridae, Pimelodidae and Bagridee — with the ictalurids restricted to North America, the pimelodids to South America, and the bagrids to Africa and Southeast Asia. Most of the other catfishes including the marine forms, are thought to be derived from one of these three families. The only non-marine catfish families of North and South America ere restricted to the single continent in which they occur, but the non-merine catfish families of Africa are partly endemic and partly shared with Southeast Asia. In the latter area there are three other families that are either endemic or extend into the Palearctic.

The cypronoids have a very different set of groupings from the catfishes, both taxonomically and zoogeographically. The suhorder is represented by three distinct clusters of families. The smallest of these, the gymnotids, is restricted to South and southern Central America. The characins occur in Central and South America and Africa, hut are more diversely represented in South America. The cyprinids (carps, etc.) and their allies are found in Southeast Asia, the northern continents, and Africa. They show maximum diversification in Southeast Asia.

The hasic zoogeographical problems presented hy the Cypriniformes are, I think, two. First, if the more generalized catfish types occur all over the world, why are the cheracins (with the exception of a few recently arrived Middle American forms) restricted to South Americe and Africa ? Second, if the characins occur in South America and Africa, then why are gymnotids restricted to South America ? The rest of this paper will deal with these questions.

The varying distrihution patterns of the four main cypriniform groups — catfishes, characins, gymnotids and cyprinids — might be explained hy differences in dispersal ability, hy differences in age, or hy a combination of both factors. At the ono axtreme, it might he hypothesized that all four groups evolved at ahout the same time from a single widespread ancestor, but that the catfishes have had better dispersal ahilities than the cyprinids and characins, which in turn wero hetter able to spread then the gymnotids.

There is at least some circumstantial evidence hearing on on this hypothesis. The catfishes are the only one of the four main cypriniform groups with marina families, and one of these, the Ariidae, now occurs along tropical shores from the west coast of the Americans to Ms dagascar, Australia and the Philippines. Despite the fact that the Ariidae is the oldest recorded catfish family (see helow), it does not seems morphologically possible to derive the other catfishes from it. Also the fact that the Ariidae and the marine Plotosidae ere the only cypriniform families present in Madagascar and Australia suggests that other catfishes have been more, if not entirely, restricted in their dispersal by marine harriers. In short the evidence of the msrine catfish families at hest weakly supports the hypothesis that catfishes were better ahla to cross marine harriers than other cypriniform groups. Furthermore, the non-marine catfishes do not seem to extend farther out into peripheral (as contrasted with isolated) island groups such as Japan and the Philippines than the cyprinids do.

In any event, a oypriniform group that does not agree well with the thesis of differential dispersal ability is the gymnotids. It is difficult to comprehend why, if the characins and gymnotids are about equally old, the characins aro now in Africa and the gymnotids are restricted to South America.

At tha other axtreme of the spectrum of possible dispersal-historical hypotheses is the postulate that all four mein cypriniform groups had ahout equel dispersal abilities hut that the catfishes evolved

Source : MNHN, Paris

first and hence were able to make use of land connections unavailable to the other, later cypriniform groups; that the characins and cyprinids evolved somewhat later, and that the gymnotids were the last of the main cypriniform groups to appear. This thesis too, raises some difficult questions. In the first place, there is the matter of cypriniform phylogeny.

If it is hypothesized that the catfishes were the first cypriniform group to evolve, then there is the implication that the other cypriniform groups arose from the catfishes. But the modern catfishes that are spread all over the world today are clearly a specialized group that has given rise to nothing except other catfishes, certainly not to the characins, gymnotids and cyprinids. But if a common ancestor for the groups is assumed, and the further assumption is made that the catfishes are the earliest specialization from this ancestor, then the question arises of what was prototype of the characin-gymnotid-cypriuid group doing while the catfishes were spreading around the world?

In the absence of any satisfactory explanation for the present distributions of the four main cypriniform groups, a preliminary working hypothesis will be suggested here that combines historical and ecological factors. It seems best to start with the results of my own attempts to determine the phylogenetic sequence of events in the cypriniform fishes from the morphology of modern forms. (The morphological bases for these results will be published elsewhere).

That the catfishes, gymnotids and cyprinids have all become specialized in different ways has long been clear. Because the Characins do not show as many obvious and drastic specializations as the other three groups, it is assumed, tacitly or explicitly, that the characins show the greatest similarity to the ancestral cypriniform stock of any of the four groups. My own work does not indicate a different conclusion, but it strongly suggests that the forms usually considered to be the most generalized of the living characins — *Brycon* (Weitzman 1962, Alexander 1965) and *Hepsetus* (Roberts 1969) — are highly specialized, at least with regard to structures associated with feeding, and that the ancestral characin was a small-mouthed form with small, undifferentiated teeth (Gosline 1973). It may well have been a small-sized, small-stream, bottom-feeding fish. Possibly the South American hill-stream characin genus *Characidium* approximates such an ancestral characin, though *Characidium* has probably become secondarily specialized for a hill-stream environment. (Unfortunately, the anatomy of the genus is not well known).

So much for the ancestral characin. Beyond lies the question of whether such a fish could have served as an ancestor for the other cypriniform groups as well. There is no serious morphological reason why the other cypriniform groups could not have evolved from such a form. However, it is highly possible that the ancestor of all four groups of Cypriniforms had one or more of the characteristics of the catfishes and/or cyprinids that are not found in modern characins, e.g., 6 or 7 branchiostegal rays, a maxillary barbel, no cranian fontanel, no adipose fin. This ancestral cypriniform morphological type could, provided it occured in both South America and Asia, have given rise to each of the other cypriniform groups. (The preceding sentence deals only with morphological potentiality; it is not a statement, or even an implication, of what actually occured).

The subordinal division of the Cypriniformes between the catfishes in one suborder and all of the other members of the order in a second is based on degree of morphological differentiation, and it is generally assumed that the tremendous morphological distance between the catfishes and the other cypriniform fishes developed very early. However, Alexander (1965) has shown, to my mind quite convincingly, that the many catfish peculiarities are mostly adaptive traits associated with a few basic changes in mode of life. That such changes may take place rapidly is well known. The question is when did the catfish specializations develop relative to the differentiation of other cypriniform groups? There is no decisive evidence on this point, though catfish branchostegal structure and a few other minor features suggest that the catfishes diverged from the main cypriniform stock before the other three groups became separate from one another.

Let us assume, with the majority of authors, that the catfishes split off before the other cypriniform groups differentiated. Then, as already noted, one might attribute the wide distribution of the basic catfish stock to the availability of land connections which were no longer present when the characins, cyprinids and gymnotids became differentiated. But this brings us back to the question of what the ancestors of the characins, cyprinids and gymnotids were doing while catfishes were dispersing?

Source : MNHN, Paris

A theoretical ecological hypothesis might explain the difficulty and also mitigate to some extent the stigma of postulating special land bridges for catfishes. Assume, on the basis of at least some fossil evidence, e.g., in the Green River Eocene (Lundberg and Case 1970), a dominance of predaceous osteoglossiform fishes preceding the present cypriniform radiation. Assume a small-mouthed, perhaps hill-stream cypriniform ancestor. Now as contrasted with characins, gymnotids and cyprinids, the catfishes developed, apparently at an early date (Lundberg and Case 1970, Peyer 1928), highly specialized defensive spines (Alexander 1965). The hypothesis offered here is that these fin spines may represent an effective defense against large predators that may have permitted the catfishes to develop a big-river habitus earlier than the characins, gymnotids and cyprinids. Certainly, the world-wide ictalurid-pimelodid-bagrid group is made up of primarily riverine fishes today, and one with not infrequent marine and semi-marine records. If the assumptions made here are correct, it seems possible that the catfishes, ecologically as well as historically, may have been able to take advantage of lowland dispersal routes earlier and more effectively (Rossi 1951) than the ancestral characins, gymnotids and cyprinids. In short, the catfishes might have been able to disperse along lowland and perhaps coastal routes while the ancestor of the characin-gymnotid-cyprinid lineage was still restricted to the smaller streams.

As to the characins, gymnotids and cyprinids, the present distributions of these three groups, as previously noted, are very different. The characins provide the best fish evidence for formerly adjacent South American and African continents. If this evidence is valid, and there is little reason to think that it is not, South America and Africa cannot have separated until after the characins evolved. Though there are today characins with small mouths and simple teeth, as postulated for the ancestral type, the great majority of modern characins, both in Africa and South America, have a strong and complex shearing or biting dentition and relatively large, powerful jaws. Indeed, in Africa today, the cyprinids seem to provide the bottom-feeding counterparts of the characins with that mode of life in South America (Roberts 1972).

The gymnotids are restricted to South America. They form a highly peculiar, though rather abundant and diverse group of fishes whose specializations seem to be mostly associated with electric-field production and reception (Roberts 1972). In this, the gymnotids appear to represent the ecological counterparts of the African mormyrids, though the phylogenetic relations of the two groups are very different. Because of the separate development of these two groups in the two continents, it is assumed that, despite their high degree of specialization, they have evolved since Africa and South America became separated. The assumption will be accepted here, but with misgivings.

The history of the cyprinids and their allies is more complex. The greatest diversity of modern forms is found in the fresh waters of Southeast Asia, and there is nothing to indicate that this area was not also their center of origin. From this center, the cyprinids and their allies appear to have spread into the north temperate regions and they now occur throughout such regions of the Palearctic and Nearctic. The more tropical elements reached Africa and now occur throughout Africa. Presumably, the arrival of the cyprinids in Africa occured after the separation of Africa and South America, for there are no cyprinids in South America. Today, the interchange of tropical cyprinids, and indeed of most other tropical freshwater fish groups, between Africa and Southeast Asia has again been eliminated, as previously noted.

It seems advisable at this point to comment on non-cypriniform fishes. Aside from forms like the cichlids which can and have crossed marine barriers, the South-American African non-cypriniform fishes may be divided into three main components for purposes of zoogeographic analysis. First there are the two groups, presumably older than the cypriniform fishes, represented in Australia as well as in Africa and South America today : the lungfishes and osteoglossids. Second, there are a number of African groups endemic to that continent today. Among these, such groups as the polypterids may well be relicts of a once wider distribution, but this explanation will not serve for the mormyrids, which must, perforce, be considered as young (see above). Third, there is a fairly large group of higher teleosts that have apparently entered Africa from a South-east Asian center of development, some or all of which may have entered Africa at the same time as the cyprinids : Nandidae, Anabantidae, Channidae, Mastacembelidae and Synbranchidae. Two of these — the Nandidae and Synbranchidae — are also in South America today. *Synbranchus* is, however, represented in the

Source : MNHN, Paris

West Indies, and should probably be excluded from consideration here. It is mentioned because, aside from the insular records, it shows much the same general distribution pattern as the Nandidae.

Based primarily on the distribution of modern cypriniform fishes the following sequence of events in terms of fish dispersal may be postulated :

I. — The loss of a connection between Australia and other continental landmasses. (That such connection once existed is strongly suggested by the representation in Australia today of two freshwater fish groups : lungfishes and osteoglossids).

II. — The loss of an accessible interconnection, so far as tropical freshwater fishes are concerned, between Southeast Asia and the South American-African area. (Such a separation is postulated to permit the development of the cyprinids and their allies in Southeast Asia and the characins in the African-South American area).

III. — The separation of Africa and South America, followed by :
   *a.* The evolution of the gymnotids in South America.
   *b.* The evolution of the mormyrids in Africa.
   *c.* The development of an interchange of fishes between Southeast Asia and Africa. (This interchange seems to have consisted mostly, perhaps entirely, of the entry of Southeast Asian fishes into Africa, with little, if any, movement of African fishes into Southeast Asia).

IV. — The loss of a possibility of interchange between the tropical freshwater fishes of Southeast Asia and Africa.

Consideration of the cypriniform fossil record has been deferred until this point because the fossil record, at least up to now, is chiefly of value in placing time limits before which certain aspects of cypriniform distribution must have occured. Regan (1922, p. 206) wrote : " The palaeontological evidence as to the past history of Ostariophysi is very imperfect, but several important facts emerge. These are that none of the families is known to have had in former times a more extended range than at present, that some highly specialized families were in existence in the Eocene, that the characteristic Nearctic families, Catostomidae and Amiuridae, were already established in North America in Eocene times, and finally that nearly all the fossils are generically identical with living species and that the few extinct genera are not very clearly distinguished from modern ones ".

Most of the fossil records since 1922 merely bear out Regan's statements. Thus, White has described (1934) Eocene bagrid catfishes from Nigeria and (1931) a fossil cyprinid belonging to the modern genus *Blicca* from the Lower Eocene of the London Clay. There are, however, two Eocene records that lie outside the present ranges of the groups involved. One is that of Lundberg and Case (1970) for an ictalurid catfish from the Green River beds of the western United States ; catfishes, aside from introductions, are absent from the western slope of North America today. The other is the record of characin teeth from France provided by Cappetta, Russell and Braillon in the present volume.

Aside from a possibly siluroid otolith (Frizzell 1965), there are still no Mesozoic records of the Cypriniformes. Indeed, a catfish attributed to the marine Ariidae (Casier 1960), is still apparently the only Palaeocene record. Yet, it is obvious, as Regan indicated, that the principal evolution and dispersal of the main cypriniform groups (except the gymnotids, for which there is no fossil record) had already taken place in the Lower Eocene. That the marine Ariidae were already widely dispersed by Eocene time is indicated by records attributed to them from the Wyoming Green River (Lundberg and Case 1970), the London Clay (Regan 1922), the Fayum of Egypt (Peyer 1928), and the Congo (Casier 1960).

Two points regarding the zoogeographic implications of the characin teeth described elsewhere in the present volume seem relevant here. In the first place, if the thesis regarding characin phylogeny advaneed in the preceding pages is correet, any teeth that could be recognized as characin teeth would be from a characiu of an advanced type. Second, there has always been the puzzling question of why, if cyprinids came into Africa from Southeast Asia, the characins did not leave Africa by the same route. In southern North America, it is the characins that are invading area occupied by cyprinids and not vice versa (except for human introductions). That cyprinids and characins can and do live in the same waters is indicated by Africa, though there the two groups do tend to separate

Source : MNHN, Paris

ecologically (Roberts 1972). So the basic question of why the characins never got out of Africa is merely changed by the French records to a question of why the dispersal from Africa eventually failed.

What the fossil records show with relation to the sequence of events outlined above, is that cyprinids and their derivatives had already arrived in England and America in Eocene times. Though the fossil record does not bear evidence on the matter, it seems probable that the cyprinids would also have arrived in Africa by then, too. But cyprinids are not in South America. The fishes, therefore, like so many animals and plants, suggest a pre-Eocene separation for South America and Africa. Even this much of a conclusion is based on fossil evidence, and only further fossil evidence can provide a more precise timing, at least, so far as fishes are concerned.

As to the early barrier to the interchange of fishes between the tropical freshwater fishes of Southeast Asia and Africa while Africa and South America were adjacent, there seems no way to postulate the nature of this barrier. Perhaps it was a marine barrier or perhaps it was of a climatic or physiographic nature. Possibly a close analysis of the fishes of the Indian Subcontinent would provide some clue to the matter, but this lies outside the scope of the present paper.

With regard to the somewhat later interchange between the tropical fishes of Southeast Asia and Africa, one curious point deserves mention. The largely one-way migration of Southeast Asian fishes into Africa in presumably pre-Eocene or early Eocene times has already be mentioned. There is, however, one American-African group, the Cichlidae, that seems to have moved east to Madagascar and southern India but not beyond. The cichlids appear to be a relatively advanced group of higher teleosts and they do cross marine barriers. Despite this, it is perhaps significant that the later eastward route of the cichlids to India is apparently quite different from the earlier westward route of the cyprinids from Southeast Asia to Africa.

* University of Michigan
Museum of Zoology
Ann Arbor, Michigan

Source : MNHN, Paris

## BIBLIOGRAPHY


Alexander (R. McN.), 1965. — Structure and function in the catfish. *Journal of Zoology*, vol. 148, pp. 88-152, 19 figs.

Berg (L. S.), 1949. — Freshwater fishes of Iran and adjacent regions. *Trudy Zoologicheskii Institut Akademiia Nauk S.S.S.R.*, vol. 8, pp. 783-858, 74 figs. (In Russian)

Boulenger (G. A.), 1909-1916. — Catalogue of the Freshwater Fishes of Africa. *British Museum (Natural History)*, London, 4 vol.

Cappetta (H.), Russell (D. E.), & Braillon (J.), 1972. — Sur la découverte de Characidae (Pisces. Cypriniformes) dans l'Eocène Inférieur Français. *Bull. Mus. Nat., Hist. Nat.*, 3e sér., nº 51, pp. 37-51, 1 fig., 2 pl.

Casier (E.), 1960. — Note sur la collection des poissons Paléocènes et Éocènes de l'Enclave de Cabinda (Congo). *Annales Mus. roy. Congo belge*, ser. A III, vol. 1, no. 2, 47 p., 2 pl.

Chardon (M.), 1976. — Réflexions sur la dispersion des Ostariophysi à la lumière de recherches morphologiques nouvelles. *Annales Soc. roy. Zool. Belgique*, vol. 97. part 3, pp. 175-186, 2 fig.

Cohen (D. M), 1970. — How many recent fishes are there ? *Proceed. California Acad. Sci.*, ser. 4, vol. 38, pp. 341-345, 1 fig.

Darlington (P. J., Jr.), 1957. — Zoogeography : the Geographical Distribution of Animals. John Wiley & Sons, New York.

Day (F.), 1889. — The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Vol . II. Taylor & Francis, London.

Eigenmann (C. H.), 1910a. — Catalogue of the freshwater fishes of tropical and south temperate America. *Reports Princeton Univ. Expeditions to Patagonia, 1896-1899*, vol. 3, part 4, pp. 375-511.

Eigenmann (C. H.), 1910b. — The origin of the fish-fauna of the fresh waters of South America. *Proceed. 7th Intern. Zool. Congress*, Boston 1907. Advance print, 2 pp.

Frizzell (D. L.), 1965. — Otoliths of new fish (*Vorhisia vulpes*, n. gen., n. sp., Siluroidei ?) from Upper Cretaceous of South Dakota. Copeia, pp. 178-181, 3 fig.

Gosline (W. A.), 1973. — Considerations regarding the phylogeny of cypriniform fishes, with special reference to structures associated with feeding. *Copeia*, 1973, pp. 761-776.

Kosswig (C.), 1952. — Die Zoogeographie der türkischen Süsswasserfische. *Publications of the Hydrobiological Research Institute, Faculty of Science, University of Istanbul*, ser. B. vol. 1, fasc. 2, pp. 85-101, 2 fig.

Lowe (McConnell) R. H.), 1962 — The fishes of the British Guiana continental shelf, Atlantic coast of South America, with notes on their natural history. *Journal Linnean Soc. London*, Zoology, vol. 44, pp. 669-700, 4 fig.

Lundberg (J. G.) & Case (G. R.), 1970 — A new catfish from the Green River Formation, Wyoming. Journal of Paleontology, vol. 44, pp. 451-457, pl. 81-82.

Miller (R. R.), 1965. — Quaternary freshwater fishes of North America. *In* : H. E. Wright Jr. & D. G. Frey, ed., « The quaternary of the United States », pp. 569-581, 3 fig.

Miller (R. R.), 1966. — Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia*, pp. 773-802, 5 fig.

Myers (G. S.), 1938. — Freshwater fishes and West Indian zoogeography. *Smithsonian Report* for 1937, pp. 339-364, 3 pl.

Myers (G. S.), 1949. — Salt-tolerance of freshwater fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdragen tot de Dierkunde*, vol. 28, pp. 315-322.

Myers (G. S.), 1960. — The genera and ecological geography of the South American banjo catfishes, Family Aspredinidae. *Stanford Ichthyol. Bulletin*, vol. 7, no. 4, pp. 132-139.

Myers (G. S.), 1966. — Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. *Copeia*, pp. 766-773.

Okada (Y.), 1960. — Studies on the freshwater fishes of Japan. II. Special part. *Journal of the Faculty of Fisheries*, Prefectural University of Mie, vol. 4, no. 2, pp. 267-579, pl. 13-49, text-fig. 31-95.


Source : MNHN, Paris

Patterson (C.), 1975. — The distribution of Mesozoic freshwater fishes. XVII[e] Congrès International de Zoologie, Thème No. 1, Biogéographie et Liaisons Intercontinentales au cours du Mésozoïque. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér. A, Zool., vol. 88, pp. 156-174, 7 fig.

Pellegrin (J.), 1928. — Les poissons des eaux douces d'Asie Mineure. Baillière & Fils, Paris.

Peyer (B.), 1928. — Die Welse des Ägyptische alttertiärs nebst einer kritischen Übersicht über alle fossilen Welse. *Abhandl. Bayerische Akad. Wissenschaft*, München, Mathematisch-naturlich Abteilung, vol. 32, part 3, 61 p., 6 pl.

Poll (M.), 1957. — Les genres des poissons d'eau douce de l'Afrique. *Annales Mus. roy. Congo belge*, Zoologie, ser. in 8°, vol. 54, 191 p., 425 fig.

Regan (C. T.), 1922. — The distribution of the fishes of the order Ostariophysi. Bijdragen tot de Dierkunde, vol. 22, pp. 203-208.

Roberts (T. R.), 1969. — Osteology and relotionships ol characoid fishes, particularly tha genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius* and *Acestrorhynchus*. *Proceed California Acad. Sci.*, ser. 4, vol 36, pp. 391-500, 60 fig.

Roberts (T. R.), 1972. — Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. *Bulletin Mus. Comp. Zool.*, vol. 143, pp. 117-146.

Rossi (L.), 1951. — Radiazione adattativa e distribuzione geografica dei Pesci Nematognati. *Bollettino di Zoologia*, vol. 18, pp. 235-244, 3 fig.

Steinitz (H.), 1954. — The distribution and evolution of the freshwater fishes of Palestine. *Publications of the Hydrobiological Research Institute, Faculty of Science, University of Istanbul*, vol. 1, fasc. 4, pp. 225-275, 12 figs.

Weber (M.) & de Beaufort (L. F.), 1916. — The Fishes of the Indo-Australian Archipelago. Vol. III. E. J. Brill, Leiden.

Weitzman, (S. J.), 1962. — The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyol. Bulletin*, vol. 8, pp. 1-77, 21 fig.

White (E. I.), 1931. — The Vertebrate Faunas of the English Eocene. Vof. 1, from the Thanet Sands to the Besement Beds of tha London Clay. *British Museum (Natural History)*, London.

White (E. I.), 1934. — Fossil fishes of Sokoto Province. *Bulletin Geological Survey of Nigeria*, vol. 14, 78 p., 10 pl., 15 text fig. (Not seen).

Source : MNHN, Paris

## DISCUSSION

*après la communication du Prof. W. Gosline*

*Intervention du Professeur M. Chardon.*

*1re Question* : Pensez-vous que les Gymnotoidei soient plus ou moins anciens que les Characins connus aujourd'hui ? Un travail en cours (entrepris avec M. de la Hoz) montre que les Gymnotoidei présentent un appareil de Weber au moins aussi primitif que celui des Characoidei. Nous avons aussi remarqué chez les Gymnotes l'absence des fosses postérieures du crâne des Characins.

*Réponse* : In many respects the gymnotoids are highly specialized fishes. Partly because the few gymnotoid characters I have examined could have been derived from the characin condition and partly because the gymnotoids are restricted to South and Middle America today, I had assumed they were characin derivatives. Admittedly, my bases for this assumption are weak.

*2e Question* : Ne pensez-vous pas que les Ostariophysi sont plus anciens que le début du Tertiaire ? Il est à noter que les premiers restes de Silures, qui datent du Paléocène, appartiennent à des Ariidae qui, anatomiquement, sont certainement spécialisés et doivent être rattachés aux Bagridae.

*Réponse* : I wholly agree with Professor Chardon on this matter.

*Intervention du Professeur Kosswig.*

*Question* :

Si l'hypothèse d'un ancêtre commun de tous les Osteriophysi est bien fondée et l'ichthyofaune de l'Amérique du Sud et de l'Afrique est en bon accord avec celle-ci, il faudrait supposer que les Cyprinides, comme représentants orientaux des Characides, se sont formés aux Indes (péninsule indienne). Deux faits ne sont pas en accord avec cela : 1) l'existence de genres modernes de Cyprinides dans l'Eocène de l'Europe; 2) Le centre de diversité et d'une radiation adaptive des Cyprinides se trouvent dans le SE de l'Asie, ancienne part de Laurasie. Un fait peut diminuer ces divergences : il y a plusieurs genres de Cyprinides, qui passent au moins une partie de leur vie en eau saumâtre : p.e. dans la mer Noire, dans la Baltique et la mer chinoise. Pour prendre usage de ce fait il faudra attendre des résultats des recherches des géophysiciens concernant l'interprétation des relations entre la péninsule indienne et le SE de l'Asie pendant le Crétacé.

*Réponse* :

So far as I know, the problem of the origin and dispersal of cyprinids is badly in need of careful examination. The geographic and paleogeographic factors that Professor Kosswig mentions are one aspect of the problem. More discouraging to me is the fact that we still do not know the various lines of phylogenetic development within the family Cyprinidae.

*Intervention du Professeur P. Vandewalle*

*Question* :

Suite à l'intervention du Professeur Monod, je pose la question suivante : la présence de Cichlidae en eau salée le long de la côte africaine et les possibilités de vie en eau de mer d'un *Tilapia* introduit en Asie, sont-elles suffisantes pour expliquer un passage entre l'Afrique et l'Amérique du Sud ?

*Réponse* :

The distribution of cichlids is of great zoogeographic interest, but I have left it out of consideration here because of the possibility Professor Vandewalle mentions that the cichlids somehow managed to cross the Atlantic.

Source : MNHN, Paris

# THE DISTRIBUTION OF MESOZOIC FRESHWATER FISHES

Colin Patterson

British Museum (Natural History)

Summary. — 1. Two new terms are introduced to qualify primary division freshwater fish groups : archaeolimnic, originating in fresh waters and always so confined ; and telolimnic, confined to fresh waters at present, but less closely restricted in the past. A Recent primary group can only be assigned to the second of these categories on the evidence of marine fossils which are undoubted members of that taxon.
2. Fossil freshwater species can only be assigned to the primary freshwater category on the basis of unequivocal membership of a Recent primary group. Extinct groups of fishes cannot be used as reliable evidence of past continental connections.
3. The only reliably identified Mesozoic primary freshwater fish is the hiodontid *Lycoptera*, from near the Jurassic/Cretaceous boundary in N. E. Asia. This occurrence is not consonant with a Gondwana origin of Osteoglossomorpha according to conventional models of late Mesozoic geography, where Asia and Gondwana are separated by Tethys. Evidence is provided that the early Tertiary, marine *Brychaetus* is a true osteoglossoid, implying that the osteoglossoids are a telolimnic group. This, in turn, implies that the Osteoglossomorphs as a whole may have had a marine origin. The highly disjunct distribution of late Mesozoic osteoglossomorphs (according to conventional drift models) supports this hypothesis.
4. Late Mesozoic freshwater fish faunas are archaic and impoverished in comparison with contemporary marine faunas. There is no evidence to warrant the hypothesis that many major teleostean groups arose in Mesozoic fresh waters.
5. Ostariophysan distribution does not seem to be more readily explained by the Gondwana-Laurasia model than by a fixed continent model. While the drift model accounts for characin distribution, it does not explain the abundance of cyprinoids in S. E. Asia coupled with the absence of primary ostariophysans in Madagascar and Australia, or the early appearance of fossil cyprinoids in Europe and North America, of characins in Europe and of siluroids in North America.
6. The structure of the Lower Cretaceous chanoid *Tharrhias* indicates that ostariophysans and gonorynchiforms acquired their distinctive caudal skeletons in parallel. Parallel evolution of this sort makes it difficult to suggest characters by which early ostariophysan fossils could be recognised. It is possible that Lower Cretaceous ostariophysans have been found, but not recognised.
7. The life-cycle of *Chanos* suggests a model for the origin of ostariophysans, and implies that they were initially more tolerant of salt water.
8. As a general conclusion, one may say that the Gondwana-Laurasia model is not a great improvement on a fixed continent model in explaining the distribution of freshwater fishes. Characin distribution and the early Cretaceous correlation between the freshwater fish faunas of Brazil and West Africa are explained by late Mesozoic union between South America and Africa, but other aspects of the break-up of Gondwana are not readily correlated with the present distribution of freshwater fishes. Marine origin or influence provide an equally plausible explanation of osteoglossomorph distribution, and may well have played a part in ostariophysan distribution. Progress in understanding the distribution of freshwater fishes is likely to come from analysis of the relationships of such groups as the ostariophysans and the primary freshwater acanthopterygians, rather than from improved palaeogeographic models.

Source : MNHN, Paris

## INTRODUCTION

In 1922, the distribution of ostariophysan fishes led C. Tate Regan to write 'in early Cretaceous times S. America and Africa formed one continent, which must have extended to India... in late Cretaceous times India appears to have separated from Africa and it probably became connected with Eastern Asia towards the end of the Cretaceous' (Regan 1922, pp. 206-7). Within the last few years, wandering of the continental plates has become an accepted fact through geophysical work, uninfluenced by zoogeographic evidence. Although there are still gaps to be filled, geophysicists seem now to have established the course and timing of the major continental movements since the early Mesozoic. The aim of this paper is to re-examine the distribution of living primary freshwater fishes and their fossil relatives in the light of the new geophysical evidence, to discover whether these distributions are more economically explained by the Gondwana-Laurasia model of late Mesozoic geography than by a fixed continent model. I am grateful to Miss Alison Longbottom, who drew figures 1-5, and to Dr. D. E. Rosen, who commented on a draft manuscript.

## METHODOLOGY

Myers (1938, 1949) first pointed out that in analysis of freshwater fish distribution inferences of continental connections or 'land bridges' may only be based upon primary freshwater groups; those which are, so far as we know, 'strictly intolerant of salt sea water' 'by deep-seated and apparently ancient difficulties of osmotic regulation'. Myers' primary freshwater category obviously carries the implication that the groups involved arose in fresh waters, and have always been so restricted, although usage has been varied. It will be suggested below that two distinct types of group are included within this category. Amongst living fishes, the primary freshwater category includes the lungfishes, *Polypterus*, paddlefishes, *Amia*, and about 6650 species of teleosts, almost exactly one-third of the total number of living teleost species (Cohen 1970). Of these 6650 species, 6200 or 93 % are ostariophysans.

Recent freshwater fishes can be assigned to the primary category or to another of the categories defined by Myers on the basis of observation of their distribution and experimental testing of their physiology. Obviously, it is necessary to make similar discriminations amongst fossil fishes if they are to be used in zoogeographic discussions. The only criterion for assigning any fossil species to the primary freshwater category is reliable evidence that it belongs to a group whose living members are, without exception, primary freshwater fishes. If it can be established that a fish-bearing deposit was laid down in fresh waters, without any marine influence (often a difficult enough problem), there is still no reason to assign the contained species to any particular one of the six ecological or physiological freshwater categories defined by Myers. Even if some fossil taxon occurs repeatedly in freshwater deposits, and nowhere else, we are not justified on this evidence in referring it to the primary freshwater category, for catadromous fishes like *Anguilla* which migrate to the sea to breed and secondary freshwater fishes like *Lepisosteus*, which occasionally enter the sea, would give the same picture. A fossil species must be unequivocally assigned to a living primary freshwater group before it can be used in discussions of continental distribution in the past.

Discovery in marine or brackish water deposits of a fossil species belonging to a group whose living members are all primary freshwater fishes will lead one to question whether that group is truly primary, in the sense of having arisen and always remained in fresh waters, or whether the earlier members of the group were less intolerant of salt water, suggesting that the group is an unreliable indicator in zoogeographical arguments. This point can be explored by means of examples in the Percopsiformes and Dipnoi.

The paracanthopterygian order Percopsiformes is represented by three living families, Percopsidae, Aphredoderidae and Amblyopsidae, all primary freshwater fishes of North America. All fossil Percopsidae and Aphredoderidae are from Tertiary freshwater deposits in North America, and no fossil

Source : MNHN, Paris

amblyopsids are known. A single Cretaceous percopsiform genus is known, *Sphenocephalus*, from marine deposits in Germany (Rosen & Patterson 1969). The relationships of the three extant percopsiform families and *Sphenocephalus* are shown in figure 1. The position assigned to *Sphenocephalus* in figure 1 is somewhat arbitrary, for it is possible that this fossil is a primitive percopsid or a primitive

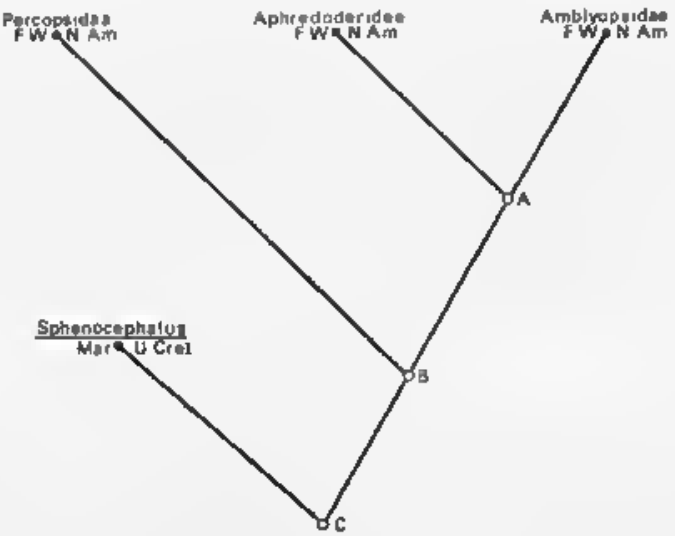



FIG. 1. — Relationships of percopsiform fishes.

aphredoderoid, fitting in somewhere along the line AB. But *Sphenocephalus* is a very primitive form and exhibits no derived characters to show that it belongs above the point B in the dendrogram. In this case, therefore, the hypothesis that the three living percopsiform families arose in fresh waters (species B) can still be maintained, and further evidence would be necessary to discriminate between the hypotheses that species C was marine, freshwater or diadromous (Nelson 1969a). Such evidence might be provided by the habitat of the sister-group of this assemblage (probably the remaining paracanthopterygians, a predominantly marine group), or by the distribution of the living forms : if, for example, the percopsids occurred in Africa, not North America, the most economical hypothesis would be that species C was marine. Assignment of the marine *Sphenocephalus* to the Percopsiformes does not destroy the hypothesis that percopsoids and ophredoderoids arose in fresh waters, and does not remove those subgroups from the primary category, but it removes the order Percopsiformes as a whole from this category.

The disjunct distribution of living dipnoans is well known. Fig. 2 shows the relationships of the three living genera and the approximate position of the Lower Triassic *Paraceratodus*, which occurs in marine beds in Madagascar, and of certain Triassic species of *Ceratodus*, also found in marine beds (Lehman 1966, p. 290). Unless it is suggested that the Lepidosirenidae are in fact more closely related to *Neoceratodus* than are *Ceratodus* and *Paraceratodus*, the occurrence of these fossils in marine beds destroys the hypothesis that living dipnoans are a primary freshwater group, originating and always strictly confined to fresh waters, and removes the Ceratodontidae from the primary category. The Lepidosirenidae, however, still appear to be a true primary group, and their present distribution is economically explained by a late Mesozoic connection between Africa and South America.

The term ' primary freshwater group ' is customarily used only at the family level and above, since Myers (1949) adopts the category ' vicarious freshwater fishes ' for freshwater genera of mainly marine families. It is possible to speak of primary freshwater suborders (Esocoidei, Aphredoderoidei) or orders (Mormyriformes, Cypriniformes). Such groups, as shown above, are of two types : there are those whose present distribution and physiology, fossil record and relationships all allow one to maintain the hypothesis that the group arose in fresh waters and has always been so restricted ; and

Source : MNHN, Paris

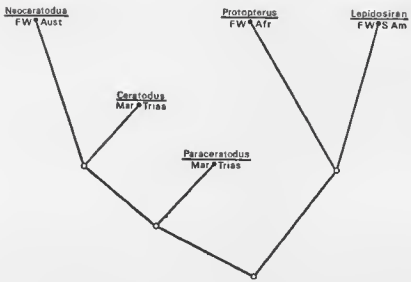



FIG. 2. — Relationships of certain lungfishes

there are those which are included in the primary category because of their present distribution and physiology, but which are shown by their fossil record and relationships to have been less intolerant of salt water in the past, and for which a marine origin can be postulated. For these two types of primary freshwater fishes I propose the names *archaeolimnic* (originating in fresh waters and always so confined) and *telolimnic* (less closely restricted to fresh waters in the past). In no group will it ever be possible to *prove* the original habitat by pinpointing fossil ancestors, so to regard any primary group as archaeolimnic or telolimnic can only be a hypothesis, held with more or less confidence. Of course, all Recent primary groups should be assumed to be archaeolimnic unless there is evidence to the contrary ; but these assumptions should be recognised for what they are, and such contrary evidence might be provided only by highly disjunct distribution, inexplicable on our knowledge of past continental wandering. In the case of apparently archaeolimnic groups with an ample fossil record, assessment of the palaeoecology of each fossil-bearing stratum will provide a test of the hypothesis, and some groups (for example csocoids and cyprinoids) pass many such tests. As shown above with the percopsiforms, the discovery of marine fossils within a group does not necessarily destroy the hypothesis that the component subgroups are archaeolimnic, but fossils show that the Percopsiformes as a whole, the Ceratodontidae and Dipnoi are telolimnic. *Amia* also probably belongs to this category.

## THE MESOZOIC RECORD

To recapitulate the preceding section, in zoogeographic arguments invoking past continental connections, the only reliable fishes are those assigned to archaeolimnic taxa. No fossil species can be regarded as a primary freshwater fish except on the basis of its assignment to a Recent archaeolimnic group.

In the Mesozoic, such assignments are very rare. There are over 400 living teleostean families, and only 14 (about 3.5 %) of these can be recognised with any confidence in the Mesozoic. These families are the Elopidae, Megalopidae, Albulidae, Halosauridae, Clupeidae, Hiodontidae, Aulopidae, Synodontidae, Gonorynchidae, Chanidae, Polymixiidae, Trachichthyidae, Holocentridae and Sciacnidae (Patterson 1967 ; Rosen & Patterson 1969 ; Greenwood 1970 ; Rosen 1973) Amongst these 15 families, only one, the Hiodontidae, is in the primary freshwater category. Undescribed material in Rio de

Source : MNHN, Paris

Janeiro suggests one other possible record of a primary family in the Lower Cretaceous, an osteoglossid from Minas Gerais, Brazil (Santos, personal comm.). At the subordinal level, the proportion represented in the Mesozoic rises to about 15 % (15 out of 92 Recent suborders in the classification of Greenwood *et al.* 1966) with the incorporation of marine forms not assignable to family in the Anguilloidei, Alepisauroidei, Myctophoidei and Veliferoidei, and at the ordinal level to 45 % (14 out of 31 Recent orders) with the addition of forms not assignable to suborder in the Salmoniformes (all marine), Siluriformes (? brackish : Schaeffer 1963 ; Braniša, Hoffstetter & Signeux 1964 ; Wenz 1969) and Percopsiformes (marine). Only one primary freshwater group, the Hiodontidae, is at present recognisable in the Mesozoic, and there is a possibility that a second osteoglossomorph family, the Osteoglossidae, is also represented. The Osteoglossomorpha will therefore be discussed first, before considering why no other primary group should have Mesozoic representatives.

## OSTEOGLOSSOMORPHA

The osteoglossomorphs are a primary freshwater cohort of primitive teleosts containing six Recent families, Hiodontidae (N. America), Notopteridae (S. E. Asia, Africa), Mormyridae, Gymnarchidae (both Africa), Osteoglossidae (S. America, Africa, S. E. Asia, Australia) and Pantodontidae (monotypic, Africa). Early Tertiary fossils extend the range of the Osteoglossidae into North America, and show that hiodontids, notopterids and osteoglossids were already present within or close to their present range. In the Mesozoic, the Hiodontidae are represented by *Lycoptera* from late Jurassic or early Cretaceous freshwater beds in China, Mongolia and Siberia (Greenwood 1970), and the Osteoglossidae are possibly represented by undescribed material from Lower Cretaceous (? freshwater : Scorza & Santos 1955) beds in Brazil.

Nelson (1969b) attempted a detailed analysis of osteoglossomorph zoogeography, past and present (fig. 3). He found that ' a simple and comprehensive theory regarding past distribution cannot be formulated ' because of uncertainty about the phyletic relationships of living forms, especially *Hiodon*, mormyrids and some osteoglossids. Greenwood (1971) has produced new evidence on the relationships of mormyrids, which he coordinates with the notopterids, but the position of *Hiodon* remains uncertain. In any case, moving the mormyroids from the left to the right side of figure 3 would make little difference to the zoogeographic hypotheses involved.

The Mesozoic *Lycoptera*, if it can be accepted as a genuine hiodontid (and not, for example, an early notopteroid or an unassignable member of the hiodontid-notopteroid stock), gives a minimum age for the separation of the osteoglossomorph subgroups, implying the existence at that time of notopteroids and osteoglossoids. *Lycoptera* also confirms the past North Asian distribution of hiodontids that Nelson postulated. However, the occurrence of hiodontids in N. E. Asia as early as the lowermost Cretaceous raises severe difficulties for Nelson's hypothesis of osteoglossomorph origins in Gondwana, for at that time the Tethys ocean is thought to have separated Asia from the southern supercontinent (fig. 4). The only possible continental connection between the two seems to be through S. E. Asia (Indo-China, Thailand and the northern part of the Indo-Australian archipelago). Recent work (Ridd 1971) suggests that S. E. Asia once formed part of Gondwana, fitting between India and Australia. It is supposed that, like India, S. E. Asia moved northwards and collided with mainland Asia in the Tertiary, the suture between the two being the Song Ma fault and fold belt. But there is no evidence of an Alpine orogeny along this line, nor of post-Triassic sediments, so that it is possible that the connection between S. E. Asia and mainland Asia is of long standing. But according to conventional models (Jardine & McKenzie 1972 ; Smith, Briden & Drewry 1973) the only feasible mode of transport of primary freshwater fishes from the southern supercontinent into Asia is as passengers upon the Indian sub-continent or S. E. Asia, which did not arrive in their present position until the Tertiary, long after the *Lycoptera* fauna of N. E. Asia. *Lycoptera*, in fact, seems to suggest only that osteoglossomorph distribution was as disjunct in the early Cretaceous as it is now, and raises problems of faunal distribution analogous to those produced by the presence of the Triassic *Cynognathus* and *Lystrosaurus* tetrapod faunas (otherwise known only from Gondwana) in China (Colbert 1971).

Source : MNHN, Paris

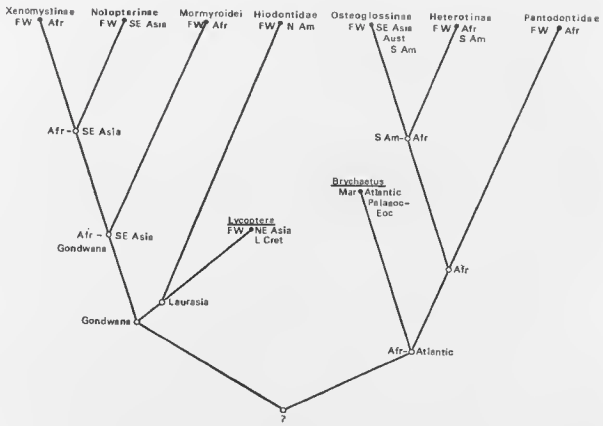



FIG. 3. — Relationships of osteoglossomorph fishes (based on Nelson 1969b)

Although it is not a Mesozoic form, the Palaeocene and Eocene *Brychaetus* deserves mention here. *Brychaetus* occurs in marine beds in Zaïre (Palaeocene, Dartevelle & Casier 1959; Taverne 1969), Morocco (L. Eocene, Arambourg 1952), S. E. England (L. Eocene, Casier 1966), and there is a closely related form in N. Denmark (L. Eocene, Bonde 1966). Because it is inadequately known, and perhaps because of its apparent marine habitat, ichthyologists (Myers 1938, p. 351; Greenwood *et al.* 1966, p. 364; Nelson 1969b, p. 25) have been unwilling to accept *Brychaetus* as a member of the Osteoglossidae, the family in which it has until now been placed. Taverne (1969) redescribed an osteoglossomorph caudal skeleton from Zaïre and assigned it to *Brychaetus*. This caudal skeleton has a neural spine on the first ural centrum a, diagnostic character of osteoglossomorphs (Greenwood 1967, p. 595). Evidence from the skull of *Brychaetus muelleri* (London Clay) combined with this caudal skeleton evidence is sufficient in my opinion to show that *Brychaetus* is an osteoglossomorph. This evidence may be summarised as follows :

1. The circumorbital series contains only three bones between the lachrymal and dermosphenotic (personal observation ; cf. Nelson 1969b, p. 8).
2. The dermosphenotic lies well in front of the autosphenotic, not in contact with the latter.
3. The parapophyses of the abdominal vertebrae are fused to the centra, project transversely, and bear a groove on their postero-dorsal surfaces ending in a deep pit which received the head of the pleural rib (personal observation).
4. In the caudal skeleton, there is a neural spine on U1 and the upper hypurals fuse with U2.

Within the Osteoglossomorpha, the characters which have previously been used to relate *Brychaetus* to the Osteoglossidae are indecisive. Nevertheless, there are a few trenchant features indicative of osteoglossoid relationships :



Source : MNHN, Paris

1. There is a basipterygoid process on the parasphenoid, articulating with the endopterygoid and overlapped dorsally by a long antero-ventral process of the hyomandibular (Roellig 1967 and personal observations). Although a basipterygoid process is a primitive feature, in primitive actinopterygians it articulates with the metapterygoid, and the arrangement just described is unique to osteoglossoids and *Brychaetus*.
2. There is no discernible suture between the palatine and ectopterygoid (cf. Ridewood 1905).
3. There is a large, expanded tooth-plate in the floor of the mouth which covers the first ossified basibranchial (first or second) and extends forwards above the anterior ends of the ceratohyals (cf. Nelson 1968).

These characters, in conjunction with the osteoglossoid-like jaws, infraorbitals, operculum, etc., seem to be sufficient to justify placing *Brychaetus* in the Osteoglossoidei. It is not possible to show that *Brychaetus* is more closely related to *Pantodon* than to the Osteoglossidae, nor that it is closer to one osteoglossid subfamily than the other. The position assigned to *Brychaetus* in figure 3 agrees with what is so far known of its anatomy. It has been argued that the marine beds in which *Brychaetus* is found are not evidence of its true habitat, but that the individuals preserved had floated out from their original fluviatile habitat as corpses (Roellig 1967). While such an explanation might account for one or two fragmentary specimens, I do not believe it is consonant with the number of well preserved individuals of *Brychaetus* found in the London Clay, and I agree with Casier (1966, p. 144) that the wide distribution of the genus is strong evidence against such an interpretation.

In the Palaeocene and Eocene, therefore, there was a well attested marine osteoglossoid distributed over about 50° of latitude in what is now the western Atlantic. The addition of *Brychaetus* to Nelson's outline of osteoglossomorph historical geography (fig. 3) alters the picture considerably, for it adds a new hypothesis for the place of origin of the osteoglossoids, suggesting that they may be a telolimnic group, and that they may have achieved their cosmopolitan distribution by means of seaways. This, in turn, offers a further hypothesis for the place of origin of the Osteoglossomorpha as a whole. As has been pointed out above, assignment of *Lycoptera* to the Hiodontidae (or Notopteroidei) raises severe difficulties for a Gondwana origin of the Osteoglossomorpha. Only if there has been a longstanding connection, through S. E. Asia, between Laurasia and Gondwana, can a primary late Mesozoic distribution in both supercontinents be explained; if the conventional view of the history of Gondwana is accepted, a marine origin of the Osteoglossomorpha is indicated.

## MESOZOIC FRESHWATER FAUNAS

The Osteoglossomorpha, just discussed, are the only primary freshwater teleostean group represented by fossils in the Mesozoic. Why should other primary groups not have been found? Greenwood *et al.* (1966), Myers (1967) and others have suggested that some of these groups, notably amongst the Ostariophysi, must have been in existence then. Myers discusses this question with special reference to ostariophysans. 'That we have found no Mesozoic fossil characoids or other cypriniform ostariophysans is not surprising. Unlike marine deposits, fluviatile and lake deposits are rarely of wide geographical extent and are highly subject to quick subsequent erosion by the same streams which laid them down '... ' the center of origin of these fishes [ostariophysans] — in a Mesozoic southern continent — is in an area where there has been comparatively little search for freshwater fish-bearing deposits' (Myers 1967, p. 617). Greenwood *et al.* extend these arguments, writing 'the dearth of Early Mesozoic fossils of teleostean type, except in marine Triassic and Jurassic beds in the area of the Tethys Sea, may be related to a fresh-water origin of many teleostean lines in regions where fresh-water, fish-bearing deposits are rare or undiscovered... the absence in known Cretaceous deposits of several important lines of teleostean development (notably the salmonoids and ostariophysans...) again leads to the suspicion that much teleostean evolution was going on in Mesozoic fresh waters' (1966, p. 347). One may summarise the ideas just quoted in two hypotheses:

Source : MNHN, Paris

(i) No Mesozoic representatives of such groups as the ostariophysan suborders and the extant salmoniform suborders have been found because the early evolution of these groups occurred in fresh waters, and most late Mesozoic deposits are marine.

(ii) Those late Mesozoic freshwater deposits which have yielded fishes contain no ostariophysans or salmoniforms because these groups were living elsewhere, in upland waters or other geographic regions.

The inadequacy of the freshwater fossil record is too well known to need re-emphasis. It is sufficiently exemplified by the lack of fossil gymnotoids in South America, of pre-Pliocene characins in Africa, and so on. So far as the salmoniform suborders are concerned, however, absence of these in Cretaceous marine deposits can hardly be regarded as an indication that these groups were then confined to fresh water, for oceanic groups like the alepocephaloids and argentinoids are also unknown in the Cretaceous, and it is impossible to regard these as having originated in fresh water. In any case, however inadequate the fossil record may be, we are obliged to make the most of it.

Figure 4 shows the distribution of the better known late Mesozoic freshwater fish faunas. These are possibly all from coastal plain deposits, as are the North American ones (Estes 1971, p. 155), but

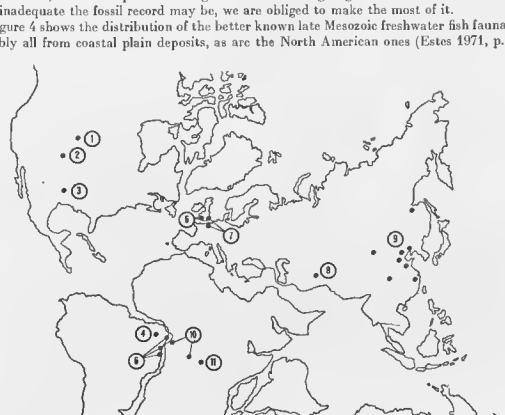



FIG. 4. — Map of Cretaceous geography (as reconstructed by Smith, Briden & Drewry 1973) showing the distribution of the better known late Mesozoic freshwater fish faunas. Key : 1, Hell Creek Formation, U. Cretaceous ; 2, Lance Formation, U. Cretaceous ; 3, Trinity Formation, L. Cretaceous ; 4, Santana Formation, L. Cretaceous ; 5, Brazilian ' Wealden ', L. Cretaceous ; 6, Purbeck, U. Jurassic ; 7, European Wealden, L. Cretaceous ; 8, Karatau, U. Jurassic ; 9, *Lycoptera* fauna, U. Jurassic — L. Cretaceous ; 10, West African ' Wealden ', L. Cretaceous ; 11, Stanleyville, U. Jurassic ; 12, Talbragar, Jurassic ; 13, Koonwarra, L. Cretaceous.

Source : MNHN, Paris

there is a fair geographic spread (cf. hypothesis (ii) above). There is one generalisation that I think can be applied to all these faunas : in comparison with contemporary marine faunas they are archaic and impoverished. This has been noted independently by many who have worked on individual faunas (Woodward 1919, p. 144 ; Saint-Seine 1955, p. 114 ; Yakovlev 1962, p. 97 ; Estes 1971, pp. 144, 158 ; Waldman 1971, p. 61). Detailed comparisons to demonstrate this are difficult to make because of problems of stratigraphical and climatic correlation, and also because any environment in which intact fishes are fossilised must be regarded as abnormal. In the late Jurassic (Kimmeridgian), a genuine comparison might be expected from the freshwater fauna of the Stanleyville beds (Zaïre) and the underlying marine fauna of the same region (Saint-Seine 1955 ; Saint-Seine & Casier 1962), but this marine fauna is itself impoverished, perhaps because of bathymetric conditions (Saint-Seine & Casier 1962, p. 1). One interesting comparison between these two African faunas can be made ; in the freshwater beds there are no leptolepids or more advanced forms, and about 90 % of the individuals preserved are holostean *(Catervariolus)*, while in the (older) marine beds 80 % of the individuals are a primitive teleost *(Paraclupavus)*, probably a leptolepid (Patterson 1970, p. 287).

In the Lower Cretaceous, comparisons are difficult because of the lack of a well known marine fauna contemporary with the widespread ' Wealden ' fauna, and because of the probability of brackish or marine elements in some Wealden faunas. But as a whole, the Wealden fauna seems to be little more than an impoverished version of the late Jurassic marine fauna, with few, very primitive teleosts, the last surviving palaeoniscoids *(Coccolepis)*, many holosteans (amioids, pycnodonts, *Lepidotes*) and the last pholidophoroids. The only notable innovations are the earliest herrings *(Diplomystus)* and gonorynchiforms (Chanidae), both also found in early Cretaceous marine beds.

In the Upper Cretaceous, the first known freshwater faunas are those of North America (Estes 1964, 1971 ; Estes & Berberian 1970), based mainly on fragments and dissociated bones, and perhaps biased for this reason. In comparison with contemporary and older marine faunas from the same region (Niobrara Chalk, Kansas ; Mooreville Chalk, Alabama : Applegate 1970), this freshwater fauna is notably archaic and impoverished, containing the last hybodont sharks, the last aspidorhynchids, dominated by holosteans (especially *Amia* and *Lepisosteus*), and with a very limited teleostean fauna. The only innovation is *Platacodon*, referred to the Sciaenidae, a chiefly marine acanthopterygian family of which this is the earliest record.

Such comparisons can be extended into the Lower Tertiary. The early Eocene Green River fauna is perhaps the best known of all fossil freshwater fish faunas, and is contemporary with some well known but geographically distant European faunas (Bolca, Italy ; London Clay, Bracklesham and Barton Beds, England). The climate of the Green River lake was probably continental, with winters which may have been comparatively severe, but the mean annual temperature is estimated to have been about 18°C, and therefore broadly comparable with the subtropical climate deduced for the European marine localities. In comparison with the fishes of these marine beds, the Green River fauna is again archaic and impoverished. It contains paddlefishes, *Lepisosteus*, *Amia*, and is dominated by ' double-armoured herrings ' *(Diplomystus, Knightia)* which are abundant in marine and freshwater beds throughout the Cretaceous. There are also gonorynchids, a group which is marine in the Cretaceous and today, but contains one freshwater genus found in the Green River lakes and in the Eocene and Oligocene of Europe (Perkins 1970) ; *Phareodus*, an osteoglossoid ; ictalurid catfishes, the earliest members of this endemic North American family ; Percopsiformes (two genera of percopsids, and possibly also the problematic *Asineops* : Rosen & Patterson 1969), another group with marine Cretaceous representatives ; and two acanthopterygian families, the Serranidae *(Priscacara, Cockerellites)*, a dominantly marine family, and the Percidae (*Mioplosus*, differs from all living Percidae in having many fewer vertebrae, cf. Collette 1963), a north temperate primary group also known from the Eocene of Europe.

In summary, the evidence of the known late Mesozoic and early Tertiary freshwater fish faunas certainly does not support Myers' contention (1967, p. 617) that ' the Mesozoic origin of many teleostean groups occurred in fresh waters ', and hypothesis (i) (p. 163 above) fails this test. Late Mesozoic freshwater faunas of the same archaic and impoverished type are known in Europe, Asia, Africa, South America and Australia. There is, of course, no evidence bearing on hypothesis (ii), for this cannot be tested.

Source : MNHN, Paris

Such evidence as there *is* indicates that late Mesozoic fresh waters, on every continent, were not centres of evolutionary novelty, but were the last refuge of relict groups — hybodont sharks, palaeoniscoids, holosteans, aspidorhynchoids, pholidophoroids — formerly widespread in the sea.

## OSTARIOPHYSANS

The conclusion reached in the preceding paragraph, that the late Mesozoic fresh waters of which we have evidence were evolutionary backwaters so far as fishes are concerned, will serve as an introduction to the problem of ostariophysan origin and distribution, which has always been the mainstay of ichthyological arguments on past continental connections (Regan 1922, Gosline 1944, Schaeffer 1947, 1952, Myers 1967, Gery 1969). It is not my intention to retread the ground covered in these papers. The basic facts seem still to be as set out by Regan in 1922 :

(i) The most primitive ostariophysan group, the characoids, are found only in Africa and in tropical America, a distribution which can be explained by the origin of this group in West Gondwana, before the final separation of the African and South American portions, in or before early Cretaceous times. Primitive characoids are now found on both continents (Roberts 1969), and there is no evidence to suggest that either is the primary site of origin. The discovery of characin teeth in the Eocene of Europe (Cappetta, Russell & Braillon, 1972) adds a third possible site of origin. Recent evidence (Mezzalira & Paula Couto 1971) suggests that the Tremembé Formation, Sao Paulo, Brazil, which yields the best known fossil characins and is usually considered to be Pleistocene, is Oligocene in age.

(ii) The siluroids are now cosmopolitan but the primary freshwater families are absent in Australia and Madagascar. The centre of abundance of siluroids is South America, and this is also the home of the primitive *Diplomystes*. There are no families common to the African and South American primary siluroid faunas, but Africa shares three families with India and south-east Asia. The only new piece of evidence here is the recent discovery of undetermined siluroids in the Upper Cretaceous of Bolivia (Wenz 1969). Siluroid relationships are still too poorly understood for a phyletic analysis, and no proper hypothesis about the place of origin can be set up until such an analysis is made. Siluroid distribution is certainly Gondwanian, and their origin, like that of characins, is likely to have predated the separation of Africa and South America. Similarity between the African and Asian siluroid faunas may only reflect the proximity of these areas during the Tertiary, since India and Africa separated earlier than Africa and South America. The absence of primary siluroids in Madagascar is an important point opposing widespread distribution of siluroids in West Gondwana before break-up.

(iii) The cyprinoids are absent in South America but show a centre of abundance in south-east Asia, and this has been taken to indicate that they originated there (Regan 1922, Greenwood *et al.* 1966, Myers 1967, etc.). But Gery (1969, p. 35) has pointed out that if the Ostariophysi is a monophyletic group, it must have had a single place of origin which he suggests was Africa, citing the presence of the primitive *Barilius* and related forms in Africa as evidence that this was the original home of cyprinoids. Gery proposes that cyprinoids originated later than characins and siluroids, after the separation of Africa and South America, and spread into Eurasia by land connections not directly involved in the dispersal of fragments of Gondwana. The earliest fossil cyprinoids are found in the basal Eocene of Europe. As in the siluroids, cyprinoid interrelationships are too poorly understood for any sort of analysis, and Greenwood *et al.* (1966, p. 385) have questioned the position of *Barilius* as the most primitive cyprinoid.

Attempts to correlate the supposed history of the ostariophysans with the known history of Gondwana are therefore unsatisfactory, mainly because of lack of knowledge of the interrelationships of living forms. The absence of primary freshwater ostariophysans in Australia and Madagascar opposes widespread distribution of the group in Gondwana : temperature controlled distribution might account for the lack of Australian ostariophysans, but not for Madagascan ones.

Source : MNHN, Paris

Within the Characoidei, Cyprinoidei and Siluriformes phyletic relationships are too poorly understood to erect sound hypotheses about the place of origin of each group. At a higher level, conventional ostariophysan classification implies that characoids and cyprinoids (order Cypriniformes) are more closely related to each other than either is to catfishes (order Siluriformes), but this classification is not phyletic, characoids and cyprinoids being placed together apparently only because both lack the conspicuous specialisations of siluriforms. Known fossils have no direct relevance to the problem of ostariophysan interrelationships. The only freshwater ostariophysan fossils known to occur outside the present range of their group are the new characin teeth from the Eocene of France. Fossils give a minimum age of Upper Cretaceous (? Senonian) for the siluriforms, and show that extension of primary siluroids into North America and of cyprinoids into North America and Europe had already taken place by the Eocene.

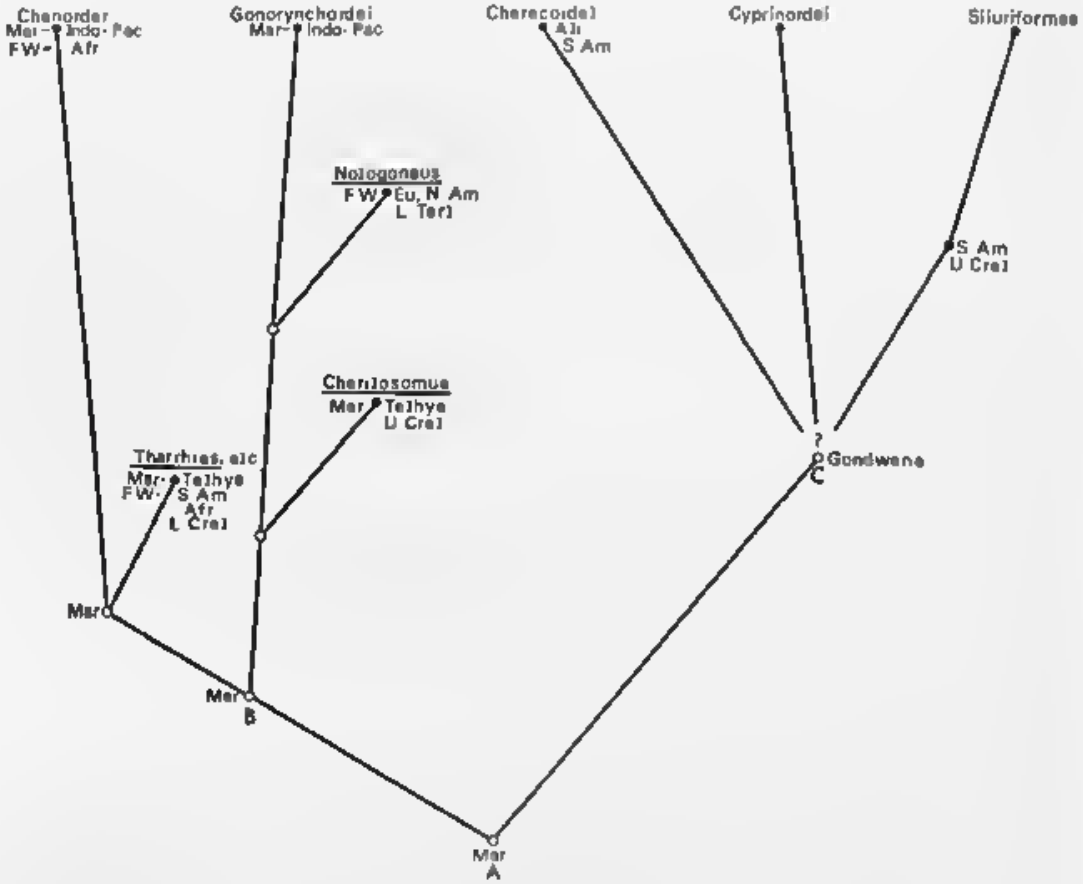



Fig. 5. — Relationships of ostariophysan fishes (sensu Rosen & Greenwood 1970).

Whereas the interrelationships of the main ostariophysan groups remain unknown, recent work suggests that the sister-group of the ostariophysans is the order Gonorynchiformes (Rosen & Greenwood 1970 : these authors include the gonorynchiforms within the superorder Ostariophysi as a series Anotophysi, but for greater clarity and economy the term Ostariophysi is used here in the conventional sense without including the gonorynchiforms). The gonorynchiforms are a small group containing two suborders, Chanoidei (five freshwater genera in Africa and the euryhaline *Chanos*, Indo-Pacific) and Gonorynchoidei (*Gonorynchus* only, Indo-Pacific, marine). The freshwater gonorynchiform families are unknown as fossils, but the Chanidae and Gonorynchidae have long fossil records. Fossil chanids are known in the Lower Cretaceous of West Africa (*Chanopsis* Casier 1961,

Source : MNHN, Paris

'Wealden', non-marine; *Parachanos* Arambourg & Schneegans 1935, 'Wealden', non-marine), Brazil (*Tharrhias*, *Dastilbe*, Santos & Valença 1968, ? Aptian, non-marine) and Italy (*Chanos leopoldi*, D'Erasmo 1915, ? Albian, marine) and the Upper Cretaceous of Yugoslavia (*Prochanos* Bassani, Cenomanian, marine). Gonorynchids are known from the Upper Cretaceous of Lebanon and Germany (*Charitosomus*, Cenomanian-Campanian, marine) and from the Eocene and Oligocene of Europe and North America (*Notogoneus*, freshwater). Both chanoids and gonorynchoids are therefore shown by fossils to have had a greater geographical range in the past, and the gonorynchids are also shown to have extended into fresh waters.

If chanids existed in the Lower Cretaceous, then ostariophysans must also have been in existence then, if the relationships shown in figure 5 are correct. Study of one of these Lower Cretaceous chanids suggests a hypothesis which might account for the apparent absence of ostariophysans in Lower Cretaceous rocks : that they are present, but unrecognisable. Figures 6 and 7 show the skull and caudal

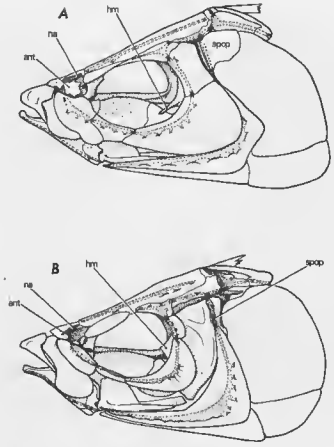



FIG. 6. — A, skull of *Chanos chanos*, Recent, after Ridewood (1904). B, restoration of skull of *Tharrhias araripis* Jordan & Branner, L. Cretaceous, Santana Formation, Brazil. *ant*, antorbital ; *hm*, anterior process of hyomandibular ; *na*, nasal ; *spop*, suprapreopercular.

skeleton of the Recent *Chanos* and the Lower Cretaceous *Tharrhias araripis*, from the Santana Formation of Brazil. The skulls of these two fishes are almost identical, and features such as a suprapreopercular, four infraorbitals, highly specialised jaws and complete absence of teeth leave no doubt that they are closely related. But in the caudal skeleton, *Tharrhias* lacks the specialisations which relate the caudal skeleton of *Chanos*, itself the most primitive amongst Recent gonorynchiforms, to those of gonorynchiforms and ostariophysans (fusion of first pre-ural centrum and its neural arch with the ural centra and first uroneural, reduction of head of first hypural). The caudal skeleton of *Thar-*

Source : MNHN, Paris

*rhias*, with three autogenous uroneurals, the first extending to the second pre-ural centrum, and two free ural centra, is one of the most primitive known amongst euteleosteans (cf. Patterson 1970), and the only features it shows which might relate it to the gonorynchiform-ostariophysan assemblage are the presence of only two epurals and a slight reduction of the head of the first hypural. Chanids are readilyre cognisable as fossils because of the the unique specialisations of the skull, notably the complete loss of teeth and the form of the premaxilla. *Tharrhias* shows that these specialisations had appeared while tha caudal skeleton was still extremely primitive, and that the distinctive caudal specialisations of chanoids, goooryncholds and ostariophysans were acquired in parallel. If one constructs a morphotype of the gonorynchiforms (species B, fig. 5), with a caudal skeletoo like that of *Tharrhias* and a skull sharing the primitive features of chanoids and gonorynchoids, one might expect

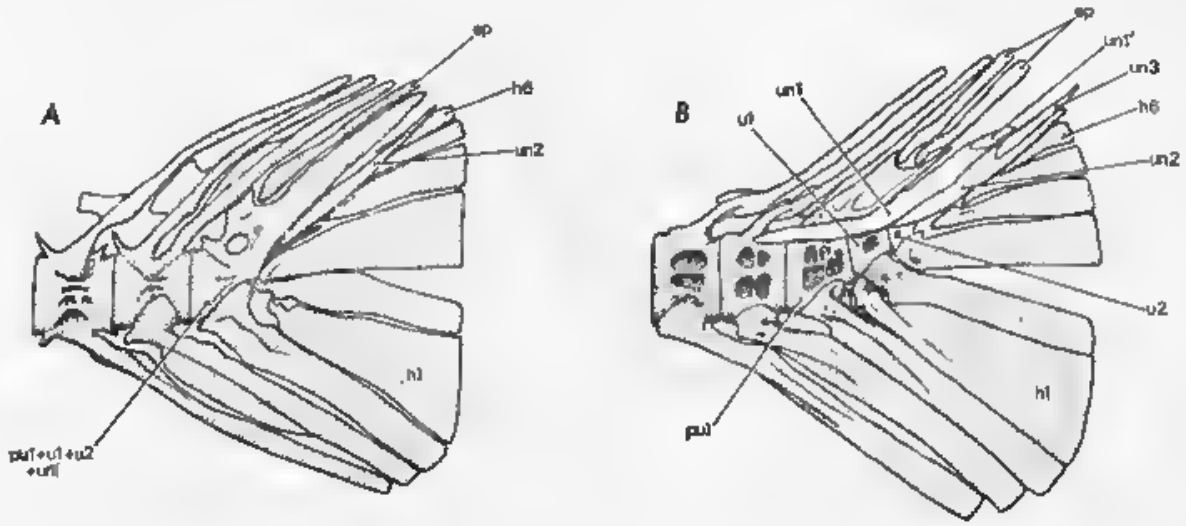



FIG. 7. — A, caudal skeleton of *Chanos chanos*, Recent. B, caudal skeleton of *Tharrhias araripis* Jordan & Branner, L. Cretaceous, Santana Formation, Brazil, from BMNH P. 54331. *sp*, spural; *h*, hypural; *pu*, preural centrum; *u*, ural centrum; *un*, uronsural.

to recognise it only by a small, toothless mouth, a common feature of late Jurassic and early Cretaceous teleosts. Species A, the morphotype of gonorynchiforms and ostariophysans, would have a primitive caudal skelcton, a well developed dentition, and would lack the Weberian apparatus. Early ostariophysans (A-C, fig. 5) should be recognisable by the Weberian apperatus, but this would only be visible in exceptionally well preserved fossils. Those familiar with fossil teleosts know that the anterior vertebrae are normally crushed and obscured by the operculum and shoulder girdle, and are very difficult to count, let alone examine in detail. In the Lower Cretaceous there are many small, nondescript teleosts, usually classified as *Leptolepis* or *Clupavus* (see Patterson 1970 for review). Some of these could be early osteriophysans, not recognisable because of lack of distinctive specialisations.

The gonorynchiforms, as the sister-group of the ostariophysans, suggest some speculations on the place and mode of origin of the letter. The life history of *Chanos*, morphologically the most primitive gonorynchiform, seems to me to be of great interest in this connection. Adult *Chanos* are marine, coastal fishes. They breed in inshore waters, producing many pelagic eggs. At a length of about 15 mm, the larvae move inshore and enter brackish pools and creeks, often only connected with open water at extreme high tide, returning to the sea as young adults. In the Far East, *Chanos* is extensively farmed in 'marine fish-ponds' because of this habit, and Sunier (1922) gives a full account of these habitats, noting the extraordinary salinity tolerance of the fishes. The interest of this life history is that the same behaviour is shown by the most primitive living teleosts, *Elops*, *Megalops*, *Tarpon* and *Albula* (Wade 1962). In these elopiform fishes there is a leptocephalus larva, and it is the newly metamorphosed post-larva which moves inshore. The occurrence of this type of life cycle, with an

Source : MNHN, Paris

apparently obligatory post-larval period of development in enclosed creeks or lagoons of highly variable salinity, in the most primitive living teleosts (elopiforms) and the most primitive member of the gonorynchiform-ostariophysan assemblage *(Chanos)* suggests that this may be a primitive teleostean (or even actinopterygian) feature. This hypothesis provides a powerful model for interpreting the variations in habitat and life history found amongst teleosts (and other actinopterygians). Amongst elopomorph fishes, suppression of the ' fish-pond ' stage would lead to a life-cycle like that of the deep-water albulid *Pterothrissus*, which migrates into shallower water to breed on the edge of the continental shelf (Poll 1953), and from this to fully oceanic groups like the halosaurs, notacanths and many eels. Emphasis on the ' fish-pond ' stage would lead, on the other hand, to a life-cycle like that of *Anguilla*. Acquisition of sexual maturity during the ' fish-pond ' stage is the modification of the elopoid-chanid life-cycle necessary for fully freshwater life.

Modifications of the elopoid-ehanid type of life-cycle could account for the breeding migrations of diadromous fishes like sturgeons, many clupeoids, salmonids, osmerids and galaxioids, and the euryhalinity of these and other primitive actinopterygians. Fossil evidence bearing on the hypothesis that actinopterygians were primitively euryhaline is naturally sparse. Most early actinopterygian (and teleostome) gronps are found in both marine and freshwater deposits, but because of the ' coarseness ' of the morphological evidence available in fossils it is hard to find reliable evidence of a single species in both these environments, implying enryhalinity. The only good example known to me is the recent discovery (Cressey & Patterson 1973) of fossil parasitic copepods belonging to an exclusively marine group (Dichelesthioidea) in the gill-chamber of *Cladocyclus* (Ichthyodectidae) from the Lower Cretaceous Santana Formation of Brazil, which is freshwater according to the evidence of ostracods (Bate 1972). This implies that these examples of *Cladocyclus* had recently migrated from the sea, like fresh-run salmon which are recognised by the presence of marine ectoparasites.

With reference to ostariophysans, the hypothesis that teleosts were primitively euryhaline, and that the life-cycle of *Chanos* is primitive, would imply that species A (fig. 5) was an inshore fish of warm seas, whose life-cycle involved an inland phase, in fresh or brackish water. *Gonorynchus* would then be a fish which had dropped this ' fish-pond ' stage, while the remaining gonorynchiforms (including the fossil gonorynchid *Notogoneus*) and the ostariophysans would have come to reach sexual maturity in fresh waters and so dropped the marine stage. Such acquisition of sexual maturity implies some initial neoteny, and it seems significant that the African freshwater gonorynchids, especially *Cromeria*, give every indication of neoteny.

Lower Cretaceous chanoids are found in Tethys and on both shores of the central Atlantic, but freshwater chanoids are found only in Africa. This suggests that Africa was the site of origin of the ostariophysans, corroborating Gery's (1969) conclusion based on analysis of living ostariophysans. As to the time of origin of ostariophysans, an upper limit is provided by the first occurrence of undoubted chanoids (Neocomian), a lower limit by the separation from Africa of India and Madagascar, since they lack characins. The latter events are not yet precisely dated, but are unlikely to have been much before the Neocomian. This implies that ostariophysans originated at about the Cretaceous/Jurassic boundary, and were probably initially more tolerant of salinity variations.

## A TRANSATLANTIC CRETACEOUS CORRELATION

The remarkable correlation between the non-marine ostracod faunas of the ' Wealden ' of north-east Brazil (Bahia Supergroup) and West Africa (Cocobeach Series) (Grekoff & Krömmelbein 1967) has entered the literature as one of the best pieces of zoological evidence for the late Mesozoic continuity of Africa and South America. The fish fauna of these African and Brazilian deposits provides similar evidence, as shown in the table below.

Source : MNHN, Paris

| Cocobeach Series of Gabon and Equatorial Guinea (Casier & Taverne 1971) | Ilhas Formation, Brazil (Schaeffer 1947 with later additions) |
|---|---|
| Coelacanthiformes [1] | *Mawsonia gigas* Woodward<br>*M. minor* Woodward |
| Actinopterygii | |
| Holostei | |
| family Semionotidae | |
| *Lepidotes* sp. [2] | *Lepidotes mawsoni* Woodward<br>*L. souzai* Woodward<br>*L. rozoi* Santos |
| family Amiidae | |
| *Urocles* sp. | *Urocles mawsoni* (Woodward) |
| family Aspidorhynchidae | |
| *Belonostomus* sp. | *Belonostomus carinatus* Woodward |
| Teleostei | |
| family 'Leptolepididae' (including Clupavidae) [3] | |
| *Leptolepis congolensis* Arambourg & Schneegans | *Leptolepis bahiaensis* Schaeffer |
| *Clupavus* spp. | *Scombroclupeoides scutata* (Woodward) |
| family Ichthyodectidae | |
| *Chirocentrites ? guinensis* Weiler | *Cladocyclus mawsoni* (Cope) |
| two undescribed ichthyodectids | |
| family Diplomystidae | *C. woodwardi* (Santos) |
| *Diplomystus goodi* Eastman | |
| | *Diplomystus longicostatus* Cope [4] |
| family Chanidae | |
| *Parachanos aethiopicus* (Weiler) | (5) |

This comparison between the fishes of the West African and Brazilian Wealden lacks the precision of Grekoff & Krömmelbein's correlation based on ostracods. This is because of lack of stratigraphic details on the provenance of most of the fishes, because both faunas are in need of modern revision, and because comparisons at the species level are made more difficult by incomplete preservation of the fossils. Nevertheless, the resemblance between the two faunas is very remarkable : it is at least as close as that between the Wealden faunas of South-east England (Woodward 1916-1919) and Belgium (Traquair 1911).

1. Although coelacanths are apparently absent in the Cocobeach Series, *Mawsonia ubangiana* Casier (1961) occurs in the Bokungu Series, Zaire, which is slightly younger but of similar facies.

2. Arambourg & Schneegans (1935, p. 22) remark on the close similarity of the African *Lepidotes* scales to those of the Brazilian *L. mawsoni*.

3. Cretaceous *Leptolepis* and *Clupavus* species are small, nondescript teleosts of unknown and probably varied relationships. Patterson (1970, p. 289) remarks of *L. bahiaensis* and *S. scutata* that either or both 'could well be close to or synonymous with *L. congolensis*.'

4. Schaeffer (1947, fig. 5) places *D. goodi* as the closest relative of *D. longicostatus* and remarks on the very close resemblance between them.

5. No chanids have yet been recorded from the Ilhas Formation, but in the overlying Alagoas Formation (? Aptian) of Riacho Doce *Dastilbe crandalli* Jordan occurs, and Santos (1947) writes of the 'extraordinary similarity' between *Dastilbe* and *Parachanos* and is inclined to consider the latter a synonym of the former.

Source : MNHN, Paris

## REFERENCES


ARAMBOURG, C., 1952 — Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc — Algérie — Tunisie). *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, Paris, **92** : 1-372, 44 pls.

ARAMBOURG, C. & SCHNEEGANS, D. 1935 — Poissons fossiles du bassin sedimentaire du Gabon. *Annls Paléont.*, Paris, **23** : 139-160, 3 pls.

APPLEGATE, S. P., 1970 — The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part VIII. The fishes. *Fieldiana, Geol. Mem.*, Chicago, **3** : 385-433, figs 174-204.

BATE, R. H., 1972 — Phosphatized ostracods with appendages from the Lower Cretaceous of Brazil. *Palaeontology*, London, **15** : 379-393, pls 66-71.

BONDE, N., 1966 — The fishes of the Mo-clay Formation (Lower Eocene). *Meddr dansk geol. Foren.*, København, **16** : 198-202.

BRANIŠA, L., HOFFSTETTER, R. & SIGNEUX, J. 1964 — Additions à la faune ichthyologique du Crétacé supérieur de Bolivie. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, (2) **36** : 279-297, 1 pl.

CAPPETTA, H., RUSSELL, D. E. & BRAILLON, J. 1972. — Sur la découverte de Characidae dans l'Eocène inférieur français (Pisces, Cypriniformes). *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*. (3) **51** : 37-51, 2 pls.

CASIER, E., 1961 — Matériaux pour la faune ichthyologique Éocrétacique du Congo. *Annls Mus. r. Afr. cent.*, Tervuren, 8vo, sci. géol., **39** :XII + 96 pp, 12 pls.

CASIER, E., 1966 — *Faune ichthyologique du London Clay*. XIV + 496 pp., 68 pls. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Loudon.

CASIER, E. & TAVERNE, L. 1971 — Note préliminaire sur le matériel paléoichthyologique éocrétacique récolté par la Spanish Gulf Oil Company en Guinée Équatoriale et au Gabon. *Revue Zool. Bot. Afr.*, Bruxelles, **83** : 16-20, 1 fig.

COHEN, D. M., 1970 — How many Recent fishes are there ? *Proc. Calif. Acad. Sci.*, San Francisco, (4) **38** : 341-346, 1 fig.

COLBERT, E. H., 1971 — Tetrapods and continents. *Q. Rev. Biol.*, Stony Brook, **46** : 250-269, 8 figs.

COLLETTE, B. B., 1963 — The subfamilies, tribes and genera of the Percidae (Teleostei). *Copeia*, Washington, 1963 : 615-623, 2 figs.

CRESSEY, R. & PATTERSON, C. 1973. — Fossil parasitic copepods from a Lower Cretaceous fish. *Science, N. Y.*, **180** : 1283-1285, 2 figs.

DARTEVELLE, E. & CASIER, E. 1959 — Les poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines (3e partie). *Annls Mus. r. Congo Belge*, Tervuren, A (3) **2** : 257-568, pls 23-39.

D'ERASMO, G., 1915 — La faune e l'età dei calcari a ittioliti di Pietraroia (Prov. di Benevento). *Palaeontogr. ital.*, Pisa, **21** : 1-53, 6 pls.

ESTES, R. D., 1964 — Fossil vertebrates from the Late Cretaceous Lance Formation, Eastern Wyoming. *Univ. Calif. Publs geol. Sci.*, Berkeley, **49** : 1-187, 5 pls.

ESTES, R. D., 1971 — Origin of the Recent North American lower vertebrate fauna : an inquiry into the fossil record. *Forma et Functio*, Braunschweig, **3** : 139-163, 5 figs.

ESTES, R. D. & BERBERIAN, P. 1970 — Paleoecology of a Late Cretaceous vertebrate community from Montana. *Breviora*, Cambridge, **343** : 35 pp., 3 figs.

GERY, J., 1969 — The fresh-water fishes of South America. *Monographiae biol.*, Den Haag, **19** : 828-848, 4 figs.

GOSLINE, W. A., 1944 — The problem of the derivation of the South American and African fresh-water fish faunas. *Anais Acad. bras. Cienc.*, Rio de Janeiro, **16** : 211-223.

GREENWOOD, P. H., 1967 — The caudal fin skeleton in osteoglossoid fishes. *Ann. Mag. nat. Hist.*, London, (13) **9** : 581-597, 12 figs.

GREENWOOD, P. H., 1970 — On the genus *Lycoptera* and its relationship with the family Hiodontidae (Pisces, Osteoglossomorpha). *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* (Zool.), London, **19** : 257-285, 10 figs.

GREENWOOD, P. H., 1971 — Hyoid and ventral gill arch musculature in osteoglossomorph fishes. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* (Zool.), London, **22** : 1-55, 21 figs.

GREENWOOD, P. H., ROSEN, D.E., WEITZMAN, S. H. & MYERS, G. S. 1966 — Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **131** : 339-456, pls 24-23.


Source : MNHN, Paris

Grekoff, N. & Ksommelbein, K. 1967 — Étude comparée des ostracodes Mesozoïques continentaux des bassins Atlantiques : Série de Cocobeach, Gabon et Série de Bahia, Brésil. *Revue Inst. fr. Pétrole*, Paris, **22** : 1307-1353, 9 pls.

Jardine, N. & McKenzie, D. 1972 — Continental drift and the dispersal and evolution of organisms. *Nature Lond.*, **235** : 20-24, 5 figs.

Lehman, J. P., 1966 — Dipnoi. pp. 245-300, figs 1-43 in *Traité de Paléontologie*, **4**, 3. Édit. J. Piveteau, Masson, Paris.

Mezzalira, S. & Paula Couto, C. de, 1971 — Nova conceituação geocronológica de Tremembé, Estado de São Paulo, Brasil. *Anais Acad. bras. Cienc.*, Rio de Janeiro, **43** (Suppl.) : 473-488, 11 figs.

Myers, G. S., 1938 — Fresh-water fishes and West Indian zoogeography. *Rep. Smithson. Instn*, Washington, 1937 : 339-364, 3 pls.

Myers, G. S., 1949 — Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdr. Dierk.*, Amsterdam, **28** : 315-322.

Myers, G. S., 1967 — Zoogeographical evidence of the age of the South Atlantic Ocean. *Stud. trop. Oceanogr.*, Miami, **5** : 614-621.

Nelson, G. J., 1968 — Gill arches of teleostean fishes of the division Osteoglossomorpha. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, London, **47** : 261-277, **11** figs.

Nelson, G. J., 1969a — The problem of historical biogeography. *Syst. Zool.*, Washington, **18** : 243-246, 5 figs.

Nelson, G. J., 1969b — Infraorbital bones and their bearing on the phylogeny and geography of osteoglossomorph fishes. *Am. Mus. Novit.*, New York, **2394** : 37 pp., 22 figs.

Patterson, C., 1967 — Teleostei, pp. 654-666 in *The Fossil Record*. Edit. W. B. Harland *et al.*, Geol. Soc., London.

Patterson, C., 1970 — Two Upper Cretaceous salmoniform fishes from the Lebanon. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* (Geol.), London, **19** : 205-296, 5 pls.

Perkins, P. L., 1970 — *Notogoneus osculus* Cope, an Eocene fish from Wyoming (Gonorynchiformes, Gonorynchidae). *Postilla*, New Haven, **147** : 18 pp. 8 figs.

Poll, M., 1953 — Poissons III. Téléostéens malacoptérygiens. *Result. scient. Expéd. océanogr. Belge Eaux Côt. Afr. Atlant. Sud*, Bruxelles, (4) **2** : 1-258, 8 pls.

Regan, C. T., 1922 — The distribution of the fishes of the order Ostariophysi. *Bijdr. Dierk.*, Amsterdam, **22** : 203-208.

Rind, M. F., 1971 — South-east Asia as a part of Gondwanaland. *Nature, Lond.*, **234** : 531-533, 2 figs.

Rendwood, W. G., 1905 — On the cranial osteology of the fishes of the families Osteoglossidae, Pantodontidae, and Phractolaemidae. *J. Linn. Soc.*, London, **29** : 252-282, pls. 30-32.

Roberts, T., 1969 — Osteology and relationships of characoid fishes, particularly the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius* and *Acestrorhynchus*. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, San Francisco, **36** : 391-500, 60 figs.

Rosen, D. E. & Greenwood, P. H. 1970 — Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. *Am. Mus. Novit.*, New York, **2428** : 25 pp., 16 figs.

Rosen, D. E., & Patterson, C. 1969 — The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **141** : 357-474, pls. 52-78.

Rosen, D. E., 1973. — Interrelationships of higher euteleostean fishes. Pp. 397-513, 129 figs., in *Interrelationships of Fishes*. Edit. P. H. Greenwood, R. S. Miles & C. Patterson, Academic Press, London.

Saint-Seine, P. de, 1955 — Poissons fossiles de l'Étage de Stanleyville (Congo Belge). Première partie : la faune des argilites et schistes bitumineux. *Annls Mus. r. Congo Belge*, Tervuren, 8vo, sci. géol., **14** : xx + 126 pp., **13** pls.

Saint-Seine, P. de & Casier, E. 1962 — Poissons fossiles des couches de Stanleyville (Congo). Deuxième partie : la faune marine des calcaires de Songa. *Annls Mus. r. Afr. cent.*, Tervuren, 8vo, sci. géol., **44** : xi + 52 pp., 9 pls.

Santos, R. da Silva, 1947 — Uma rediscrição de *Dastilbe elongatus*, com algumas considerações sobre o genero *Dastilbe*. *Notas prelim. Estud. Div. geol. min. Bras.*, Rio de Janeiro, **42** : 7 pp., 2 pls.

Santos, R. da Silva & Valença, J. G. 1968 — A Formação Santana e sua paleoictiofauna. *Anais Acad. bras. Cienc.*, Rio de Janeiro, **40** : 339-360, 2 pls.

Source : MNHN, Paris

SCHAEFFER, B., 1947 — Cretaceous and Tertiary actinopterygian fishes from Brazil. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **89** : 1-40, 7 pls.

SCHAEFFER, B., 1952 — The evidence of the fresh-water fishes. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **99** : 227-234.

SCHAEFFER, B., 1963 — Cretaceous fishes from Bolivia, with comments on pristid evolution. *Am. Mus. Novit.*, New York, **2159** : 20 pp., 6 figs.

SCORZA, E. P. & SANTOS, R. da Silva, 1955 — Ocorrência de folhelho fossilífero Cretácico no Município de Presidente Olegário, Minas Gerais. *Bolm Div. Geol. Miner. Bras.*, Rio de Janeiro, **155** : 27 pp., 3 pls.

SMITH, A. G., BRIDEN, J. C., & DREWRY, G. E. 1973. — Phanerozoic world maps. Pp. 1-42, 21 figs., in *Organisms and continents through time*, Edit N. F. Hughes, *Spec. Pap. Palaeont.*, **12**.

SUNIER, A. L. J., 1922 — Contribution to the knowledge of the natural history of the marine fish-ponds of Batavia. *Treubia*, Buitenzorg, **2** : 157-400, pls 7-25.

TAVERNE, L., 1969 — Sur un squelette caudal d'Ostéoglossomorphe (*Brychaetus* ?) dans le Paléocène (Montien) de Landana (Enclave de Cabinda). — Établissement d'une nouvelle espèce pour les restes de *Brychaetus* de Landana : *Brychaetus caheni* sp. nov. *Revue Zool. Bot. Afr.*, Bruxelles, **79** : 125-131, 2 figs.

TRAQUAIR, R. H., 1911 — Les poissons wealdiens de Bernissart. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, Bruxelles, **5** : IV + 65 pp., 12 pls.

WADE, R. H., 1962 — The biology of the tarpon, *Megalops atlanticus*, and the ox-eye, *Megalops cyprinoides*, with emphesis on larval development. *Bull. mar. Sci. Gulf Carrib.*, Coral Gables, **12** : 545-622, 20 figs.

WALDMAN, M., 1971 — Fish from the freshwater Lower Cretaceous of Victoria, Australia, with comments on the palaeo-environment. *Spec. Pap. Palaeontology*, London, **9** : V + 124 pp. 18 pls.

WENZ, S., 1969 — Note sur quelques poissons actinoptérygiens du Crétacé supérieur de Bolivie. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, (7) **11** : 434-438, pl. 7.

WOODWARD, A. S., 1916-1919 — The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations. *Palaeontogr. Soc. (Monogr.)*, London, 1915-1917 : VII + 148 pp., 26 pls.

YAKOVLEV, N. V. ,1962 — Jurassic fishes of the order Pholidophoriformes from Karatau. *Paleont. Zh.*, Moskva, 1962, **3** : 90-101, 6 figs. (In Russian).

Source : MNHN, Paris

## ADDENDUM

Since the manuscript of this paper was submitted (July 1972) there has been new work bearing on some of the topics discussed.

*Methodology.* D. E. Rosen (1974, *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, in the press) has criticised Myers' distinction between primary and secondary freshwater fishes, because records of salt tolerance in supposedly primary fishes are numerous, and because secondary groups such as cichlids and atheriniforms have distributions similar to those of primary groups like ostariophysans, implying that the dispersal of both types is controlled by the same factors. For zoogeographic analyses, Rosen proposes that fishes should be regarded as continental (including primary and secondary freshwater) or oceanic, and that fishes should be assigned to these categories " not by what we imagine to be their habits and possible dispersal mechanisms but by their distribution in relation to phylogeny ". These conclusions do not seem to invalidate the concept of archaeolimnic and telolimnic groups proposed in this paper : secondary freshwater fishes could also be assigned to one or other of these categories.

*Osteoglossomorpha.* G. Nelson (1973, *Am. Mus. Novit.*, 2524) has commented on my conclusions concerning *Brychaetus*, having seen a preprint of this paper. Nelson points out that if *Brychaetus* is the only marine osteoglossomorph known, parsimony demands that we regard it as secondarily marine. He writes " in order to justify any other conclusion, additional forms, related most closely to osteoglossomorphs other than *Brychaetus*, would have to be discovered, and their significance for marine origins determined by a comparative procedure ". Other probable marine osteoglossomorphs are *Platinx*, from the Palaeocene of Turkmenia and the Eocene of Italy (P. L. Forey, Ph. D. thesis, London Univ., 1971), and *Opsithrissops* from the Palaeocene of Turkmenia, but neither genus is sufficiently well known for an analysis of relationships.

*Ostariophysans.* The record of Eocene characoids from Europe is extended to England by the discovery of a single tooth (BMNH P. 56522) from the Blackheath Beds (lowermost Eocene), Abbey Wood, Kent, resembling the *Alestes*-like teeth illustrated by Cappetta, Russell & Braillon (1972). Frizzell & Koenig (*Copeia*, 1973, pp. 692-698) have confirmed that *Vorhisia*, known by otoliths from marine and brackish horizons in the Maastrichtian of South Dakota, is a siluriform, not assignable to family. T. R. Roberts (1973, pp. 373-395 in *Interrelationships of Fishes*, ed. P. H. Greenwood, R. S. Miles & C. Patterson, Academic Press, London) has discussed the interrelationships of Recent ostariophysans, and has produced a new classification of the group in which cyprinoids and characoids are no longer co-ordinated in opposition to siluroids.

Source : MNHN, Paris

# SUR LA DÉCOUVERTE DE CHARACIDAE DANS L'ÉOCÈNE INFÉRIEUR FRANÇAIS (PISCES, CYPRINIFORMES)

H. CAPPETTA, D. E. RUSSELL, J. BRAILLON.

Ce texte n'a pas fait l'objet d'une communication au Colloque, mais seulement diffusé comme document annexe. Il a été publié dans le Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, 3e série, nº 51, mai-juin 1972, pp. 37-51., 1 fig., 2 pl.

Source : MNHN, Paris

# LA DISTRIBUTION DES AMPHIBIENS ET LES TRANSLATIONS CONTINENTALES

par R. F. Laurent

Comme chacun sait, après avoir été si énergiquement combattue qu'elle en paraissait moribonde et dépassée, la théorie de Wegener connaît depuis une vingtaine d'années un renouveau si puissant et si persuasif que c'est en l'ignorant, ou pis encore, en la combattant, qu'on court aujourd'hui le risque de paraître vraiment très mal informé. Pourtant, elle n'a pas encore totalement gagné la partie. Darlington (1965), par exemple, tout en ayant finalement admis, et bien à contre-cœur, que l'Atlantique n'avait sans doute pas toujours existé, n'est pas du tout disposé à croire que les autres terres australes, à savoir l'Australie, la Nouvelle Zélande, l'Antarctique, l'Inde et Madagascar, aient pu aussi faire partie d'un seul continent avec l'Afrique et l'Amérique du Sud. Dans la belle synthèse éditée par Fittkau et consacrée à ce dernier continent, Martin (1968) se montre également des plus réticents. Plus embarrassante est l'opinion de Audley-Charles (1966) pour qui les relations entre l'Australie et l'Asie n'auraient pas fondamentalement changé depuis le Trias, ce qui est en désaccord absolu avec la dérive des continents, ou tout au moins de l'Australie, car on peut très bien concevoir une dérive Africano-brésilienne étayée par tant d'arguments, contrastant avec une relative fixité de l'Australie. Mais ces positions discordantes sont des exceptions. La majorité des auteurs croient fermement aujourd'hui à la dérive des continents et certains vont jusqu'à une sorte de dogmatisme qui les conduit à traiter avec une sévérité sans doute un peu excessive, ceux de leurs collègues qui n'ont pas le bonheur d'être entièrement d'accord avec eux. Au sein de cette quasi unanimité, il subsiste cependant d'assez notables divergences d'opinion. On peut croire avec Melville (1966) que la Malaisie et la partie occidentale de l'Indonésie ont fait partie du continent de Gondwana, ou on peut laisser ce point dans une prudente obscurité. Pour certains, la dislocation de la Pangée ou du continent de Gondwana date du Permo-Carbonifère, tandis que pour d'autres, notamment Brundin (1966), la séparation complète et définitive de l'Afrique et de l'Amérique ne s'est réalisée qu'à la fin du Crétacé. Ces divergences ont évidemment leur importance. La probabilité d'échanges africano-brésiliens ayant contribué à donner son caractère à la faune actuelle, est certainement beaucoup plus grande si un contact existait encore à la fin du Crétacé que s'il s'était rompu déjà au Jurassique. Enfin, puisqu'on a justement souligné l'importance des méthodes de dispersion au-delà des océans, notamment pour le peuplement de Madagascar, pour l'invasion de l'Amérique du Sud par les Rongeurs Caviomorphes, les Singes et les Procyonidae, il convient de souligner un fait quelque peu négligé, c'est qu'avant d'être large, l'Océan Atlantique fut étroit, comme la mer Rouge, et que dans le passé, les chances de migration trans-atlantique ont dû être plus grandes qu'aujourd'hui, et qu'elles ont même dû être très grandes au Crétacé et au début du Tertiaire et peut être tout aussi grandes que celles des migrations d'Amérique Centrale à l'Amérique du Sud avant la formation de l'isthme de Panama. Comme en présence d'opinions si divergentes et d'arguments si nombreux et souvent contradictoires, il m'a paru difficile de choisir, j'ai pris le parti d'adopter comme hypothèse de travail, la reconstitution préconisée par Dietz et Holden (1970) et de voir comment on pouvait se représenter sur cette base, la distribution des Amphibiens (quite à suggérer çà et là une modification éventuelle pour rendre compte de certaines particularités, inexplicables autrement).

Source : MNHN, Paris

## APODES

Le seul fossile que l'on connaisse de ce groupe ne nous apprend pas grand chose de son passé. Il vient d'un gisement éocène brésilien (Estes, in litt.) et semble voisin de *Geotrypetes* qui est un genre africain. Ceci s'accorde avec l'idée d'une lignée gondwanienne suggérée aussi par la distribution actuelle à peu près cosmotropicale, mais il ne faut pas oublier qu'on pourrait en dire autant des Tortues Pleurodires, si on n'en connaissait pas de nombreux fossiles de contrées laurasiennes.

## URODELES

La distribution actuelle et les données paléontologiques s'accordent pour leur indiquer une origine et un épanouissement presque strictement laurasiens. Bien que les Hynobiidae soient quasi exclusivement asiatiques à présent, il est probable qu'ils ont joui d'une distribution holarctique au début de l'évolution des Urodèles, c'est à dire probablement au Triasique. C'est du moins ce qu'on peut supposer, puisqu'ils sont les plus primitifs, mais aucun fossile ne confirme cette hypothèse. Les Cryptobranchidae sont connus depuis l'Oligocène en Europe et s'y sont éteints apparemment au Pléistocène ou à la fin du Pliocène. Ils ont pu apparaître très longtemps avant l'Oligocène, mais il se pourrait aussi qu'ils représentent un rejeton tardif des Hynobiidae. Les Ambystomidae sont connus avec doute depuis le Paléocène, avec certitude depuis l'Éocène ; aucun fossile incontestable ne prouve qu'ils aient vécu en Europe, mais c'est fort probable puisqu'ils représentent un niveau évolutif plus avancé que celui des Hynobiidae, mais moins que celui des Salamandridae, lesquels sont un groupe eurasiatique. Puisque les Salamandridae en sont apparemment issus (sinon l'acquisition d'un spermatophore aurait dû se produire deux fois (1), ce qui paraît peu vraisemblable), et que leurs fossiles sont au moins aussi anciens (*Koaliella* du Paléocène et *Polysemia* du Crétacé, mais avec doute), on peut bien avancer sans grand

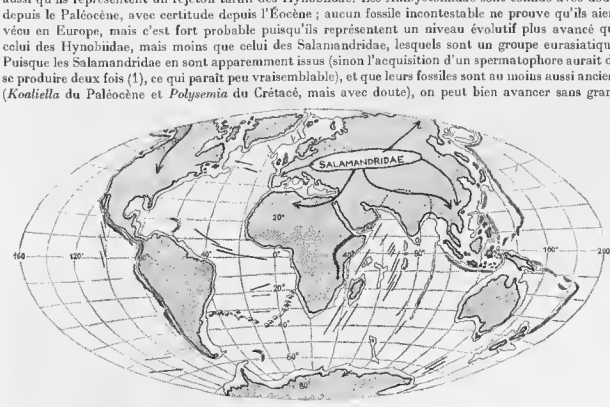



FIG. 1. — Origine et migrations probables des Salamandridae. Disposition actuelle des continents (d'après Dietz et Holden, 1970).

(1) Toutefois, la découverte de spermatophores *avec* fécondation externe chez *Ranadon sibiricus* (Bannikov, 1958), ce qui est pour le moins inattendu, permet d'envisager, avec Wake (1964), une dérivation directe des Salamandridae à partir des Hynobiidae, sans passer par les Ambystomidae, hypothèse d'ailleurs plus satisfaisante du point de vue zoogéographique.



Source : MNHN, Paris

risque d'erreur que les Ambystomidae datent au plus tard du Crétacé et sont probablement plus anciens encore. Un travail extrêmement intéressant de Salthe et Kaplan (1966) en situe même l'origine au Trias par implication. Localiser cette origine est plus difficile, mais l'Amérique où ils sont restés nombreux est une hypothèse plausible. Pour les Salamandridae (Fig. 1), la chose est assez claire, ils sont d'origine paléarctique, région où ils sont nombreux et ont envahi la zone néarctique au plus tard à l'Oligocène *(Taricha)*.

Trois familles néoténiques, les Amphiumidae, les Proteidae, et les Sirenidae ont été jadis considérées comme issues des Salamandridae (Noble 1931), mais on a découvert que ces groupes sont assez bien représentés dans les gisements anciens : les Proteidae, semble-t-il, depuis le Jurassique supérieur, les Sirenidae et les Amphiumidae depuis le Crétacé supérieur. Ceci suggère une origine plus archaïque, probablement ambystomienne pour les Amphiumidae qui ne semblent pas avoir vécu en Europe et pour les Proteidae dont on ne saurait localiser l'origine, et même hynobienne ou cryptobranchienne pour les Sirenidae qui semblent n'avoir jamais vécu qu'en Amérique du Nord. D'autres hypothèses sont défendables. Salthe et Kaplan (1966) ont observé des analogies enzymatiques entre les Amphiumidae et les Plethodontidae. Et les Proteidae, quoique très anciens, ont un comportement sexuel semblable à celui des Tritons.

Restent les Plethodontidae. Déjà en 1947, j'ai montré comment leur dentition vomérienne s'opposait à une dérivation à partir des Salamandridae ; Wake (1966) a également conclu que les Plethodontidae se rapprochent davantage des Ambystomidae et sont donc plus primitifs que les Salamandridae à divers égards. L'effervescence évolutive de cette famille est encore considérable. Les milieux montagneux d'Amérique Centrale ont manifestement stimulé de nombreuses spéciations et il en fut de même de l'invasion de l'Amérique du Sud qui est peut-être antérieure au Pléistocène et est allée jusqu'en Bolivie, voire même dans le Nord-Ouest Argentin. On pourrait croire à un groupe exclusivement américain si les formes européennes du genre *Hydromantes* ne nous proposaient l'une des plus grandes énigmes zoogéographiques. Cependant, puisque d'après Salthe et Kaplan, les Plethodontidae existaient au Crétacé (ce qui est d'ailleurs confirmé par la présence du genre fossile *Prodesmodon* dans le Crétacé inférieur du Texas) et qu'en ce temps-là, d'après les cartes de Dietz et Holden, le Groenland jouissant d'un climat moins rigoureux qu'aujourd'hui, unissait encore l'Europe au Canada, il semble qu'on puisse, sans verser dans la témérité, supposer que certains Plethodontidae n'ont eu aucun mal à envahir au moins l'ouest de la zone paléarctique à la fin du Mésozoïque (Fig. 2). Wake (1966) suggère cependant une invasion paléarctique par la voie classique de l'isthme de Bering, tout au début du Tertiaire, ce qu'on peut cependant estimer moins probable, vu la quantité massive d'extinctions qu'elle postule en Asie.

## ANOURES

La découverte de *Triadobatrachus massinoti* dans le Trias inférieur de Madagascar ne nous apprend pas grand'chose quant au lieu d'origine des Anoures. Les Proanoures ont pu être localisés, gondwaniens ou cosmopolites. Il y eut nécessairement des échanges faunistiques et par conséquent des contacts, entre le continent gondwanien et la Laurasie, au plus tard vers la fin du Trias, puisque des Métoposauriens et des Phytosaures, réputés laurasiens, ont été récemment découverts dans l'Inde et des Phytosaures à Madagascar. En outre, au Jurassique, nous trouvons les Anoures aussi bien au Nord qu'au Sud, mais fait remarquable, ils appartiennent à des familles différentes. Au Sud, nous trouvons deux genres patagoniens, *Vieraella* et *Notobatrachus* qui appartiennent à la famille des Ascaphidae, la plus primitive des familles qui existent encore et qui est représentée aujourd'hui par deux genres : *Liopelma*, seul Amphibien de Nouvelle Zélande et *Ascaphus* du Nord-Ouest des États Unis. Au nord, nous trouvons *Eodiscoglossus* en Espagne, appartenant comme son nom l'indique à la famille à peine moins primitive des Discoglossidae. Or, tous les fossiles ultérieurs de cette famille, du Crétacé et du Tertiaire, de même que les quatre genres survivants sont laurasiens. Morescalchi (1973) dont les recherches sur le caryotype des Amphibiens, sont infiniment précieuses pour la compréhension de leur phylogénèse, considère évidemment les Discoglossidae comme une lignée laurasienne et les Ascaphidae comme une lignée pangéenne. Estes et Reig (1973) croient ces derniers plutôt gondwaniens et attribuent la

Source : MNHN, Paris

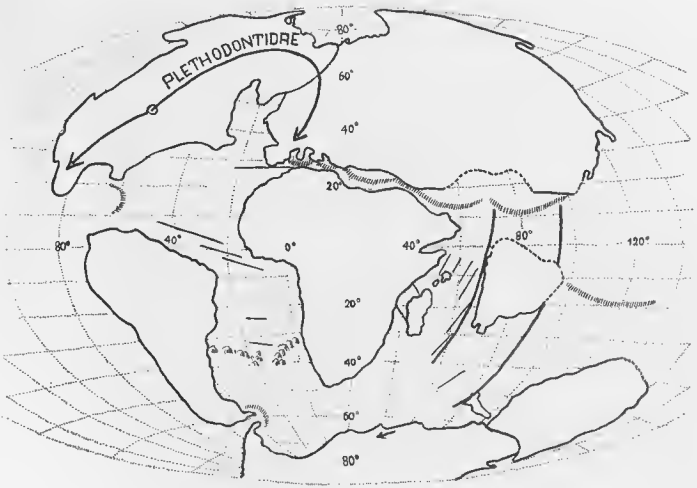



FIG. 2 — Origine et migrations probables des Plethodontidae. Disposition des continents à la fin du Crétacé (d'après Dietz et Holden, 1970).



Source : MNHN, Paris

présence d'*Ascaphus* dans l'hémisphère Nord à une migration ultérieure. Comme nous le verrons, l'existence d'autres exemples de complémentarité nord-sud dans les Anoures mésozoïques, suggère qu'Estes et Reig ont raison, que les Ascaphidae ont pu s'épanouir dans les terres gondwaniennes seulement et qu'*Ascaphus* s'est infiltré en Amérique du Nord plus tard, par exemple au moment de la mise en place des premiers Mammifères néotropicaux (fig. 3).

Bien que les Pipidae ne soient connus qu'à partir du Crétacé (Israël, Afrique du Sud, Argentine), leurs caractères à la fois très primitifs et spécialisés suggèrent, comme l'a fort bien démontré Nevo (1968) une lignée indépendante très ancienne, certainement déjà florissante au Jurassique. D'ailleurs, l'enquête sérologique de Salthe et Kaplan situe la divergence Pipidae-Ranidae au début du Jurassique. Il fut un temps où la distribution afrieano-brésilienne [1] des Pipidae ne paraissait pas particulièrement significative. Les Tortues Pleurodires de la famille des Pelomedusidae qui ont aujourd'hui la même distribution, n'ont-elles pas de nombreux fossiles holarctiques ? Cependant, les fossiles authentiques de Pipidae, même ceux d'Israël, sont tous gondwaniens. Or, on ne manque pas de gisements favorables dans les continents laurasiens, bien au contraire. Depuis l'Éocène jusqu'au Pliocène, on y a trouvé des Anoures très particuliers, autrefois classés auprès des Bufonidae parce qu'ils sont procoeles, mais en réalité très semblables aux Pipidae par leur adaptation à la vie equatique : ce sont les Palaeobatrachidae, famille apparemment vicariante des Pipidae en Laurasie comme l'indique la découverte, encore mal établie malheureusement, d'autres fossiles laurasiens au Crétacé et même au Jurassique (Estes et Reig, 1973), (fig. 3).

Enfin, une troisième vague de groupes vicariants semble s'être déjà dessinée à la fin du Jurassique, si nous devons en croire Salthe et Kaplan (1966). Les Pelobatidae, bien connus seulement depuis l'Éocène et avec doute, depuis le Crétacé, ont dû dériver des Discoglossidae longtemps auparavant. Aucun des fossiles ni des genres vivants n'ayant été trouvé dans les terres méridionales *, il est fort probable que les Pelobatidae représentent une troisième lignée laurasienne. Lynch (1971) croit cependent que certains Pelobatidae, les Megophryinae, ont envahi les continents gondwaniens par l'Espagne et l'Afrique au début du Jurassique pour y donner naissance aux Leptodactylidae. C'est certainement possible car le saut entre les Ascaphidae et ces derniers est considérable et les Megophryinae font un « missing link » très convenable. Cependant le parallélisme évolutif est si répandu chez les Anoures qu'on ne peut considérer l'hypothèse de Lynch comme nécessaire.

Les Leptodactylidae sont sans doute une troisième lignée gondwanienne (fig. 3). Il y a des fossiles du Paléocène brésilien, de l'Oligocène argentin et *Indobatrachus* de l'Éocène indien. D'autres fossiles du Crétacé nord-américain sont à présent considérés comme douteux (Estes 1970). La distribution actuelle est typiquement gondwanienne mais divisée en trois groupes géographiques bien différenciés, ce qui confirme l'antiquité de la famille : un australasien avec les sous-familles Myobatrachinae (dont *Indobatrachus* est un représentant) et Cycloraninae, un groupe sud-africain avec la sous-famille Heleophryninae (genre unique *Heleophryne*) et un groupe sud-américain avec les sous-familles Ceratophryinae, Telmatobiinae, Leptodactylinae et Elosiinae. Quelques genres ont envahi le sud de l'Amérique du Nord mais ce n'est probablement qu'une émigration récente d'ailleurs tenue en respect par les Ranidae néarctiques. Selon Morescalchi (in litt. et 1973) les Ceratophryinae sont très proche des Pelobatidae, au point de vue caryologique [2], de telle sorte que plus encore que les autres Leptodactylidae, ils méritent d'être considérés comme vicariants gondwaniens des Pelobatidae. On en fait parfois une famille séparée, bien inutilement selon Lynch. Ils ont aussi des traits primitifs dans leur morphologie et d'autres caractères qui, sans être réellement primitifs, s'observent également chez les Pelobatidae : ce sont la tendance à l'ossification du crâne et les mœurs fouisseuses.

1. Les distributions de ce type (afrieano-brésilien) s'accordent avec la chronologie de Valencio, Embleton et Vilas (1971). Selon ces auteurs, la séparation du continent de Gondwana en deux blocs (afrieano-brésilien et indo-australo-antarctique) daterait du Permien. Les Pipidae qui ne sont certes pas aussi anciens n'ont peut-être jamais existé dans la partie orientale du continent de Gondwana, mais on ne saurait en dire autant des Ascaphidae ni des Leptodactylidae. Aussi y a-t-il lieu de croire que ces deux nouveaux continents ont quand même longtemps conservé certaines connexions ou tout au moins sont restés très proches l'un de l'autre, au moins en un point jouissant d'un climat suffisamment favorable jusqu'au début du Crétacé.

* On peut écarter les Scoglossinae probablement apparentés aux Leptodactylidae.

2. Cependant la sérologie ne confirme pas ces affinités (Ceci, dans ce même colloque).

Source : MNHN, Paris

FIG. 3. — Distribution probable de six familles primitives d'Anoures au Mésozoïque. Disposition des continents à la fin du Jurassique (d'après Dietz et Holden, 1970).

Source : MNHN, Paris

Toutefois, si ces particularités suggèrent une origine jurassique, contemporaine de celle des Leptodactylidae, sinon plus ancienne, les fossiles ne datent que du Pliocène, peut-être du Miocène et rien n'indique que la famille ait jamais vécu ailleurs qu'en Amérique du Sud. Pour en terminer avec les groupes archaïques, il faut enfin citer les Rhinophrynidae. On les a rapprochés des Pipidae, surtout à cause de leur larve à spiraculum double, mais Nevo (1960), non sans raison, leur attribue une origine indépendante, remontant même aux Proanoures, ce qui est peut-être faire la part un peu trop belle au parallélisme évolutif. Quoiqu'il en soit, la famille, paléontologiquement connue depuis l'Éocène, est évidemment beaucoup plus ancienne, au moins Jurassique, et semble n'avoir jamais vécu qu'en Amérique du Nord.

Un caractère éthologique départage à peu près les groupes archaïques antérieurs au Crétacé des familles modernes : c'est l'amplexus. Il est lombaire chez les espèces survivantes de la plupart des groupes que nous avons considérés jusqu'ici, c'est à dire toutes les premières familles jusqu'aux Pelobatidae inclusivement, chez les Heleophryninae, les Leptodactylidae australasiens, mais non chez les Ceratophryinae. Chez les familles modernes, il est axillaire mais peut redevenir secondairement lombaire, par exemple chez *Chrysobatrachus* (Laurent 1952).

Les groupes anciens ont également une distribution dispersée de type relictuel. Ceci est particulièrement évident pour les Ascephidae, les Discoglossidae et les Pelobatidae, mais s'applique parfaitement aux autres groupes. Les Ceratophryinae en Amérique du Sud et les Heleophryninae en Afrique sont sans doute des survivants eux aussi. Cependant, les Leptodactylidae en général et surtout dans la région néotropicale, ont l'abondance et la diversité des groupes en expansion.

A partir du Crétacé, les conditions changent. Le continent de Gondwana s'est en grande partie disloqué. L'Océan Atlantique s'est formé, bien que selon divers auteurs une communication ait subsisté longtemps entre le Brésil et la Guinée et surtout entre l'Amérique du Nord et la Scandinavie. La Mer Thetys s'est rétrécie vers l'est. La dispersion semble être restée facile dans l'hémisphère Nord, mais beaucoup plus difficile dans l'hémisphère Sud. D'autre part, à certains moments sûrement, des échanges assez importants ont pu se faire entre les continents méridionaux et les continents septentrionaux :

1) entre l'Amérique du Sud et l'Amérique du Nord puisque les Pleurodires apparaissent des deux côtés.
2) entre l'Afrique et l'Eurasie puisque toutes deux hébergent des Mammifères.
3) entre l'Asie et l'Inde qui a dû arriver à destination vers cette époque ou n'en était plus bien loin, contrairement à ce que montrent les cartes de Dietz et Holden.

C'est fort probablement au Crétacé que sont apparues les familles modernes. Elles ont toutes une distribution compacte et la plupart se sont largement répandues à la surface du globe, dans la mesure où les continents leur étaient physiquement et écologiquement accessibles. C'est à dire qu'elles ont utilisé les isthmes, traversant parfois sur des îles flottantes, des bras de mer comme le canal de Mozambique ou même peut-être des étendues marines un peu plus vastes quand les courants s'y prêtaient. Il fallait aussi qu'elles ne se heurtent pas à des équivalents écologiques fermement installés et donc inexpugnables.

Il fut un temps où je m'étais imaginé que les Leptodactylidae avaient été cosmopolites et avaient donné naissance à au moins une famille moderne dans chaque continent : les Hylidae et les Dendrobatidae en Amérique du Sud, les Bufonidae en Amérique du Nord, les Microhylidae en Eurasie, les Ranidae en Asie tropicale, les Hyperoliidae en Afrique et d'autres Hylidae, en réalité une autre lignée, en Australasie. Si les Leptodactylidae n'ont pas été cosmopolites mais seulement gondwaniens, les Bufonidae n'ont pu apparaître en Amérique du Nord ni les Microhylidae en Eurasie et l'origine malaise des Ranidae devient problématique. Peut-on imaginer qu'ils aient été des groupes nordiques, issus de Pelobatidae plutôt que de Leptodactylidae ? J'ai aussi caressé cette chimère, du moins pour les Ranidae, mais tant les recherches de Salthe et Kaplan (1966) que les études caryologiques de Morescalchi (1973) s'y opposent. Or, selon Estes (1970), les Bufonidae n'auraient pas vécu en Amérique du Nord avant le Miocène, alors qu'on les rencontre dans l'Éocène européen et le Paléocène sud-américain.

Nous voici donc amenés à une conception diamétralement opposée à celle de Matthew et de Noble. Les Anoures supérieurs sont nés dans les régions tropicales. Il est fort probable que les Leptodactylidae dispersés sur les continents gondwaniens en train de dériver, étaient fort voisins de leurs sur-

Source : MNHN, Paris

vivants australasiens, africains et seychellois, car les Sooglossinae ne sont sûrement pas des Pelobatidae comme le croyait Noble (1931) ni des Ranidae comme l'a récemment écrit Griffiths (1960), leur musculature fémorale ranoïde existant aussi chez certains Myobatrachinae et leur ceinture scapulaire étant arcifère.

Les Leptodactylidae sud-américains se sont assez sensiblement écartés de ce stock ancestral, mais n'ayant acquis aucun des quelques caractères auxquels on accorde traditionnellement une plus grande importance, ils sont restés dans la même famille. Il semble que l'Amérique du Sud ait été un centre d'évolution important pour les Anoures. Le Paléocène brésilien contient des restes, non seulement de Leptodactylidae, mais aussi de Bufonidae (Estes, in litt.) et de Hylidae. Leur origine est fort probablement bien antérieure, donc crétacée et on peut difficilement la situer ailleurs qu'en Amérique du Sud. La diversité des genres et espèces néotropicaux le suggère irrésistiblement pour les Hylidae.

Quant aux Bufonidae, j'aurai recours à l'argument qui m'avait déjà fait considérer l'Amérique du Nord comme leur continent d'origine : cette famille a dû prendre naissance loin des rivages de l'Océan Indien parce que, malgré sa vitalité et ses talents expansionnistes, elle n'a pas atteint Madagascar ni la Papouasie. Il est donc peu vraisemblable qu'elle soit née en Asie tropicale comme beaucoup (Reig, Estes, Morescalchi) le pensent encore actuellement, puisque les Ranidae qui, eux, ont certainement pris naissance dans les régions tropicales de l'Ancien Monde, sont à présent communs à Madagascar comme en Nouvelle Guinée. Et si on supposait que les Bufonidae sont plus récents que les Ranidae, comment expliquer alors qu'ils constituent une partie importante de la faune néotropicale, alors que les Ranidae n'y ont pris pied que tout récemment et y progressent lentement ? Si, suivant Estes, l'Amérique du Nord est exclue jusqu'au Miocène, il ne reste plus que l'Amérique du Sud. Il y a néanmoins une sérieuse difficulté, c'est que les Bufonidae ne semblent pas avoir attendu le Miocène pour se répandre à la surface du globe. Ils sont aussi très nombreux en Afrique et assez nombreux en Asie, et surtout on les trouve en Europe à l'Eocène (Estes, in litt.). Ceci semble indiquer qu'ils ont atteint l'Amérique du Nord au début du Tertiaire (la paléontologie des Mammifères montre que ce fut possible) et le reste s'explique alors tout seul. Mais si les crapauds n'ont pas envahi la zone néarctique avant le Miocène, alors il ne reste plus qu'une route entre l'Amérique du Sud et l'Europe : c'est l'Atlantique Sud et l'Afrique (fig. 4). En ce temps là, l'Atlantique Sud n'était sans doute pas un obstacle aussi difficile à franchir qu'aujourd'hui. Il y a trois autre arguments favorables à cette hypothèse :

1) l'étroite parenté entre le grand *Bufo superciliaris* des forêts africaines et le non moins grand *Bufo blombergi* de l'Ecuador (Blair, conversation).

2) l'existence d'un vaste groupe d'espèces africaines (*B. regularis*, etc.) n'ayant que 20 chromosomes au lieu de 22, qui aurait pu se développer pendant l'isolement de l'Afrique au début du Tertiaire.

3) une certaine compatibilité génétique entre *Bufo arenarum* d'Argentine et *B. regularis* d'Afrique (Blair, conversation).

Il y a aussi des arguments défavorables. C'est qu'à part ces crapauds et les Pipidae, les faunes amphibiennes d'Amérique du Sud et d'Afrique sont aussi différentes que possibles, car il n'y a rien de commun entre les Leptodactylidae, Hylidae, Pseudidae, Dendrobatidae et Atelopodidae qui dominent la faune néotropicale et les Ranidae et Hyperoliidae qui dominent la faune africaine. Ensuite, si les Bufonidae ont atteint si tôt l'Afrique, comment ne sont-ils pas arrivés à Madagascar où aucun groupe ne semble avoir pu les concurrencer plus qu'ailleurs.

Que s'est-il passé dans les autres continents au Crétacé ? Il est bien possible qu'en Australie, les soi-disant « Hylidae » soient nés des Leptodactylidae autochtones. On ne voit pas bien en effet comment les Hylidae sud-américains auraient pu atteindre l'Australie à moins d'être apparus beaucoup plus tôt qu'il n'est probable, c'est à dire en même temps que leurs ancêtres Leptodactylidae qui ont trouvé moyen de se différencier considérablement, alors que le genre *Hyla* serait commun aux deux continents. Mais que sait-on de l'anatomie de ces Rainettes ? Fort peu de chose en vérité. Il ne manque pas d'indices qui suggèrent des différences fondamentales, et notamment le caryotype de ce qu'on appelle déjà les Nyctimystinae pour désigner ces « Hylidae » d'Océanie, semble plus primitif que celui des Rainettes sud-américaines (Morescalchi, 1973). Tyler (1971) vient d'ailleurs de montrer que le genre *Hyla* n'existe pas en Australie : il y est remplacé par un genre bien distinct, *Litoria*, dont on peut bien supposer qu'il ne ressemble à *Hyla* que par convergence, comme *Leptopelis* à *Rhacophorus*.

Source : MNHN, Paris

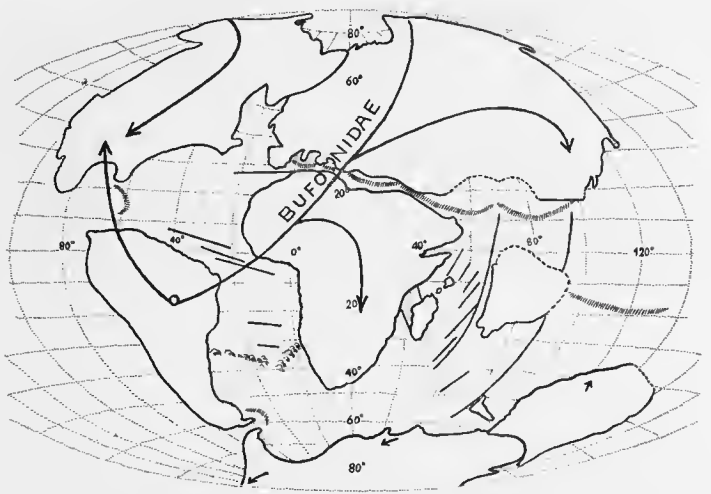



FIG. 4. — Origine et migrations des Bufonidae suivant une hypothèse de Estes ; absence de cette famille en Amérique du Nord avant le Miocène. Disposition des continents à la fin du Crétacé (d'après Dietz et Holden, 1970).

Source : MNHN, Paris

Dans la zone holarctique, donc laurasienne, rien de nouveau ne semble s'être produit non seulement au Crétacé, mais depuis l'apparition des Pelobatidae. Les groupes anciens ont survécu et ont même prospéré au Crétacé et plus tard seulement, ils ont commencé à céder la place aux familles modernes venues du Sud.

Dans la zone indo-malaise, la péninsule indienne a dû apporter un contingent de Leptodactylidae aujourd'hui éteints mais qui ont pu y faire souche. Selon les idées de Darlington, c'est là même qu'ont dû prendre naissance successivement la plupart des groupes non seulement d'Amphibiens, mais de tous les animaux terrestres et dulcicoles. Mais nous ne pensons pas qu'il y ait de sérieuses raisons d'accorder un tel monopole à une région plutôt qu'à une autre en dehors du fait de sa situation stratégique privilégiée qui lui permet d'écouler ses produits plus facilement. On a généralement pensé que les Ranidae étaient apparus en Asie tropicale ; cela m'a paru longtemps évident et c'est certainement possible.

Cependant, dans ce cas, une autre famille ranoïde a dû prendre son essor avant celle des Ranidae : celle des Microhylidae (fig. 5). Beaucoup d'auteurs (Orton 1953, Hecht 1963, Inger 1967) ont accordé au têtard particulier à cette famille une signification capitale ; ils ont pensé que l'absence d'éléments buccaux et péribuccaux cornés, et la situation médiane du spiraculum étaient des caractères primitifs indiquant une origine indépendante et très archaïque. Il est indéniable d'autre part que la distribution des Microhylidae a une allure semi-relictuelle : elle est intermédiaire à celle des groupes archaïques et celle des groupes modernes et elle est même moins compacte que celle des Leptodactylidae. Cependant, l'analyse numérique de Kluge et Farris (1969), bien que basée sur un trop petit nombre de caractères (les caractères familiaux traditionnels) est favorable à l'ancienne idée de Boulenger, Noble et Parker, selon laquelle les Microhylidae sont réellement apparentés aux Ranidae. Les investigations caryologiques de Morescalchi (1973) confirment cette manière de voir, puisqu'elles montrent des affinités pour les Ranidae et aussi pour les Myobatrachinae, leurs ancêtres présumés. On peut donc supposer que les Leptodactylidae débarqués en Asie tropicale par le radeau indien appartenaient à cette sous-famille ou en étaient proches et qu'ils ont donné naissance aux Microhylidae. Pourquoi en Asie tropicale ? Mais parce que cette région héberge encore les plus primitifs des Microhylidae, le plus grand nombre d'espèces et surtout de genres et semble être leur centre de dispersion. On conçoit très bien que de l'Inde, de l'Indo-Chine et de l'Indonésie, il fut facile d'envahir tout d'abord l'Asie tempérée, la Papouasie et Madagascar qui devait être plus accessible qu'aujourd'hui pour des faunes asiatiques, ensuite l'Afrique où la famille n'est pas aussi richement représentée qu'ailleurs et enfin les Amériques. Par quel chemin les Microhylidae ont-ils pu réaliser cette migration ? Comme la famille est richement représentée en Amérique du Sud, il est tentant d'imaginer une migration transatlantique au Crétacé quand l'Atlantique était encore étroit et peut-être même coupé en deux par un isthme. Toutefois, les Microhylidae sud-américains ne sont pas apparentés aux groupes africains qui sont aussi différenciés et isolés que les groupes malgaches et papous. Ils sont proches des formes néarctiques et asiatiques, de sorte que l'on est amené à conclure que si anciens que soient les Microhylidae, ils ont quand même emprunté les voies de dispersion classiques du Tertiaire, en particulier l'isthme de Bering, ceci dit sans exclure totalement la possibilité d'une migration africano-brésilienne pour une minorité d'éléments.

Reste l'Afrique. On ne sait presque rien de la faune africaine au Crétacé et rien du Paléocène et du début de l'Eocène. Ce qu'on trouve ensuite est si particulier (les Subongulés) qu'on est fondé à croire que l'Afrique fut isolée au début du Tertiaire et pendant au moins une bonne partie du Crétacé. Des Leptodactylidae qui s'y trouvaient à cette époque ne subsiste plus que le seul genre sud-africain *Heleophryne*, il est fort probable que les Microhylidae y sont arrivés d'Asie avant cette période d'isolement. Il est aussi possible, bien que fort douteux, que les Bufonidae soient venus de l'ouest. Enfin, un complexe firmisterne moins spécialisé que les Microhylidae semble bien s'être formé en Afrique à partir des Leptodactylidae. A ce complexe on a donné plusieurs noms de famille : Boulenger (1882) et encore aujourd'hui Poynton (1964) en font une seule famille : les Ranidae. D'autres auteurs, Noble (1931), Ahl (1931), Parker (1934) et plus récemment Inger (1967), Kluge et Farris (1969) et Morescalchi

1. Selon Axelrod cependant, cet événement n'aurait pu être antérieur au Miocène. Dans ce cas, la faune indienne aurait du avoir un caractère endémique très accentué pendant fort longtemps, surtout à l'Oligocène.

Source : MNHN, Paris

(1973) en séparent les formes arboricoles sous le nom de Rhacophoridae. Cependant, j'ai montré (1951) et Liem (1970) a confirmé que ce groupe est diphylétique et j'ai proposé un troisième nom, les Hyperoliidae, conservant toutefois deux familles seulement, car je substituais à une classification horizontale, un arrangement cladistique. En d'autres mots, je classais les Rainettes asiatiques, c'est à dire les Rhacophorinae dans les Ranidae, aux côtés de leurs ancêtres présumés ayant comme eux un style metasternal osseux et un carpe plus évolué, tandis que les Rainettes africaines, n'ayant pas ces caractères, étaient rapprochées de formes terrestres également africaines et très semblables à elles en tout ce qui n'est pas impliqué dans les adaptations fondamentales arboricoles et terrestres. Liem (1970) a préféré conserver les trois familles pour souligner le changement essentiel de zone adaptative des formes arboricoles et la parenté des deux groupes, formes terrestres et aquatiques. Morescalchi (1973) a montré la ressemblance étroite existant entre les caryotypes des Hyperoliidae et des Ranidae. On pourrait en conclure que les deux groupes ont un ancêtre commun relativement proche, mais Salthe et Kaplan (1966) situent la divergence entre *Rana pipiens* d'une part et trois espèces du genre *Hyperolius* d'autre part au début de la seconde moitié du Crétacé. Il semble que si cette divergence est aussi ancienne, il est utile d'en rendre compte dans la taxonomie au niveau familial. Les Hyperoliidae primitifs tels que les Astylosterninae montrent encore une arciférie vestigiale que Deckert (1938) a nommé areizonie. Par les caractères qui les distinguent des Ranidae, ils sont plus primitifs qu'eux. On peut donc admettre qu'ils sont apparus en premier lieu. De ces Astylosterninae sont dérivés les Arthroleptinae, les Hyperoliinae et peut-être les Hemisinae. Ces derniers ont un intérêt particulier du fait que leur position systématique a été toujours fort énigmatique. On les classait autrefois dans l'ancienne famille des Engystomatidae (devenue aujourd'hui Microhylidae) parce qu'ils en ont l'aspect et l'adaptation fouisseuse, mais on les en a séparés pour les inclure dans les Ranidae, surtout à cause de leur têtard semblable à celui des grenouilles de cette famille et totalement différent de celui des Microhylidae. Faute de discerner d'évidentes affinités, j'ai pensé que l'absence de style métasternal osseux et ce qui m'a semblé une bifurcation du coracoïde depuis son extrémité latérale, réalisation d'une tendance caractéristique des Arthroleptinae, justifiait un rapprochement avec ces Hyperoliidae terrestres. Par son caryotype (Morescalchi, 1973), *Hemisus* se montre quasi à l'intersection des Myobatrachinae, des Microhylidae et des Ranidae. Il semble donc que ce genre si particulier est un dérivé direct et spécialisé du stock ancestral à peine sorti des Myobatrachinae, encore très proche de la souche des Microhylidae et aussi de celle des Ranidae. Ce groupe là, sûrement très voisin des Astylosterninae doit logiquement être classé dans les Hyperoliidae tels que je les ai conçus.

Un peu plus tard, mais toujours au Crétacé moyen et toujours en Afrique, ont dû apparaître les Ranidae [1]. Le genre africain *Conraua* qui comprend la Grenouille la plus grande du monde (*C. goliath*) est certainement très voisin de la souche de la famille : il est areizone comme les Astylosterninae et les coracoïdes s'écartent encore des clavicules comme chez les Leptodactylidae.

La période crétacée dont il faut bien se rappeler qu'elle a duré presque autant que le Cénozoïque tout entier a donc été cruciale pour l'évolution des Anoures. Toutes les grandes familles modernes sauf les Leptodactylidae d'origine probablement jurassique ont dû apparaître pendant ces quelques 60 millions d'années. Voici comment on peut se représenter la distribution des Anoures à la fin de cette ère au moment où la domination des Reptiles s'effondrait.

Dans la région holarctique, la prépondérance devait encore appartenir aux groupes archaïques : Palaeobatrachidae, Discoglossidae, Pelobatidae. Les Rhinophrynidae devaient être assez prospères en Amérique du Nord et fort probablement les Microhylidae envahissaient la zone paléarctique.

Au sud, la prépondérance des groupes anciens était plus menacée, mais les Pipidae se sont bien maintenus, étant à l'abri de toute compétition grâce à leur habitat aquatique. Il est probable que les

1. Tout récemment encore (Capoia, 1972 : 198-201), j'avais soutenu que les Ranidae avaient dû prendre naissance en Asie mais j'ignorais alors les découvertes de Morescalchi (1973) confirmant l'étroite parenté des Ranidae et des Hyperoliidae. Aussi sans exclure absolument ma précédente hypothèse, me suis-je vu contraint d'admettre avec Morescalchi une origine probablement africaine pour les Ranidae aussi bien que pour les Hyperoliidae. Dans ce cas, il reste possible que les deux lignées soient issues de Leptodactylidae différents quoique sympatriques, mais il est aussi probable que les Ranidae soient dérivés des premiers Astylosterninae.

Source : MNHN, Paris

Aseaphidae avaient déjà dû céder bien des positions aux Leptodactylidae et que du moins en Afrique, en Asie tropicale, même ceux-ci commençaient à reculer devant les Hyperoliidae, les Ranidae et les Microhylidae. A part ces derniers, les groupes nouveaux étaient maintenus dans les trappes que constituaient les continents insulaires qui avaient formé l'ancien Gondwana — mais il est possible que des Hylidae et des Bufonidae (fig. 5) aient pu utiliser les mêmes possibilités que les mammifères américains et déjà prendre pied en Amérique Centrale, sinon en Amérique du Nord, à moins, comme l'implique l'absence de Bufonidae dans le Tertiaire inférieur nord-américain, que leur migration ait eu lieu par l'Afrique. Les Microhylidae ont échappé au piège de l'insularité méridionale non seulement par ce que l'Asie tropicale devait être comme aujourd'hui, largement unie à l'Asie tempérée, mais aussi parce qu'ils ont été probablement plus anciens que leurs cousins africains, ce qui leur a permis d'atteindre l'Afrique avant son isolement. C'est sans doute encore au Crétacé aussi qu'ils ont pris pied à Madagascar et en Papouasie.

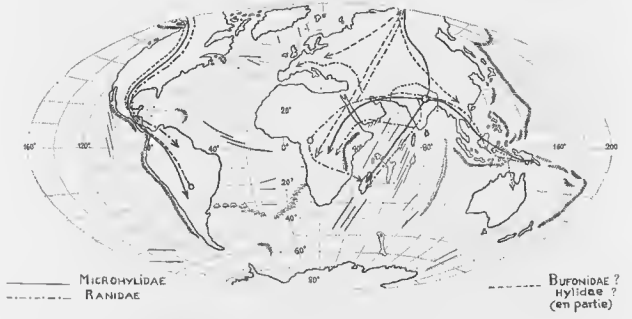



FIG. 5. — Origine et migrations probables des Bufonidae, Hylidae (groupe d'origine néotropicale seulement), Microhylidae et Ranidae.
Disposition actuelle des continents (d'après Dietz et Holden, 1970).

Certains des échanges faunistiques précités, à savoir ceux qui impliquent l'Amérique du Sud et l'Amérique du Nord, ou l'Afrique et l'Amérique du Sud, ont pu se produire en réalité plus tard, au Paléocène, voire même à l'Éocène.

En dehors d'eux, les Microhylidae ont dû faire tache d'huile dans la zone holaretique, aux dépens des Discoglossidae et Pelobatidae.

Les Bufonidae (fig. 5) ont fait irruption en Eurasie à l'Éocène au plus tard : il serait logique de penser qu'ils l'ont fait par l'isthme de Bering, voie de dispersion classique de l'hémisphère Nord, mais suivant Estes, ils auraient dû venir d'Afrique ce qui n'est guère compatible avec l'isolement indiqué par les Subongulés. Il faut toutefois remarquer que cet isolement n'a sans doute pas été absolu, car si les Créodontes et les Primates, par exemple, sont bien parvenus à franchir la barrière, il est possible que les Crapauds en aient fait autant.

Les Ranidae (fig. 5) ont dû aussi sortir de leur isolement africain avant le Miocène, comme le montre l'existence du genre *Rana* en Europe dès l'Oligocène et comme le confirme la présence en Asie tropicale d'un nombre de genres et d'espèces beaucoup plus élevé qu'en Afrique. C'est d'ailleurs pour

Source : MNHN, Paris

cette raison qu'on a cru longtemps que l'Asie, plutôt que l'Afrique, était le berceau des Ranidae et le contraire n'est d'ailleurs pas encore prouvé bien que suggéré par les caractères très primitifs du genre africain *Conraua*. La moins grande richesse de l'Afrique en Ranidae peut s'expliquer par la présence des Hyperolüdae qui occupent évidemment une partie des niches qui, en Asie, sont exploitées par les Ranidae.

Les modifications ultérieures (extinctions, nouveautés et migrations) n'ont vraiment plus rien à voir avec la dérive des continents, puisqu'elles lui sont bien postérieures. Mais pour ne pas laisser inachevée cette histoire zoogéographique des Anoures, je les résumerai brièvement malgré tout. Les Ascaphidae se sont éteints progressivement partout où ils vivaient, sauf en Nouvelle Zélande et dans le nord-ouest des États-Unis où ils ont probablement émigré à la fin du Crétacé. Des Discoglossidae et des Pelobatidae, n'ont survécu que quelques genres et les premiers ont disparu d'Amérique du Nord. Tandis que les Palaeobatrachidae s'éteignaient à la fin du Pliocène dans l'hémisphère Nord, les Pipidae survivaient avec succès en Afrique et en Amérique du Sud. Les Leptodactylidae ont réussi à s'implanter en Amérique du Nord, peut-être avant la formation de l'isthme de Panama, mais ils n'ont pas été bien loin, contrairement aux Hylidae qui, installés en Amérique du Nord dès l'Oligocène, ont envahi la zone paléarctique probablement dés le Miocène et contrairement aux Bufonidae qui sont devenus presque cosmopolites. En Amérique du Sud, de petites familles sont apparues à une époque indéterminée et n'ont pas essaimé ailleurs. Des Leptodactylidae sont dérivés les Dendrobatidae et les Pseudidae ; des Bufonidae, les Atelopodidae, et des Hylidae, les Centrolenidae.

Les Microhylidae ayant envahi toutes les terres septentrionales au début du Tertiaire ont pu accompagner les Singes ou les Caviomorphes dans leur débarquement en Amérique du Sud, selon l'hypothèse américaine classique encore remise en question aujourd'hui (voir Hoffstetter, Colloque n° 2), sans doute à l'Oligocène, car ils ont encore eu le temps de faire une radiation locale assez impressionnante. Les Ranidae (Fig. 5) les ont suivi de loin et n'ont atteint l'Amérique du Sud qu'au Pliocène ou Pleistocène. Tout comme les précédents, ils ont franchi le détroit de Torrès pour s'installer au Queensland, mais c'est peut-être tout à fait récent. Ils ont aussi envahi Madagascar à au moins deux reprises : une forte pénétration ancienne (Éocène, Oligocène) venant d'Asie et une pénétration très superficielle récente venant d'Afrique. En outre, il y a eu un ou deux retours d'Asie en Afrique, un relativement ancien (Miocène ?) avec le genre *Chiromantis* et un plus récent (Pliocène ou Pleistocène) avec les genres *Dicroglossus* (« *Rana occipitalis* ») et *Hylarana*.

Quant aux Hyperoliidae, ils sont restés confinés à l'Afrique continentale, sauf un genre assez primitif des Seychelles et quelques émigrants assez récents à Madagascar.

Telle est l'histoire du peuplement des Amphibiens à la surface du globe comme on peut se la représenter dans l'état actuel de nos connaissances. Il est certain que d'énormes lacunes restent encore à combler et que de grosses erreurs apparaîtront dans l'avenir, voire même aujourd'hui, car les découvertes vont vite actuellement et il suffirait d'une seule, par exemple celle d'un Leptodactylide authentique, dans le Crétacé ou le Paléocène de Mongolie pour mettre à bas la synthèse que je me suis efforcé de réaliser ici.

Depuis que cet essai a été écrit, un travail de McKenzie et Sclater (1973, The Evolution of the Indian Ocean, Scientific American, 228, n° 5 : 63-72) a fourni quelques raisons de reviser ou plutôt de préciser mes idées en ce qui concerne l'origine géographique possible des Microhylidae.

Il y a 75 millions d'années, donc tout à la fin du Crétacé, l'Inde était une île située à quelques 550 km à l'est de Madagascar. Depuis lors, elle vogua vers le nord, assez rapidement d'ailleurs, pour atteindre l'Asie en 30 millions d'années, environ vers la fin de l'Eocène. Pendant ce voyage l'Inde est restée plus ou moins reliée aux Seychelles par des guirlandes d'îles Laquedives, Meldives, Mascareignes) qui ont été en s'étirant au fur et à mesure que le micro-continent s'éloignait vers le nord, mouvement qui semble s'être poursuivi après la grande collision, provoquant l'énorme plissement de l'Himalaya.

Si l'Inde s'est séparée des autres terres gondwaniennes pendant le Jurassique, son isolement a duré environ cent million d'années. C'est plus qu'il n'en faut pour constituer une faune très originale et d'autant plus originale sans doute, qu'un espace relativement réduit passe pour favoriser une sélection centrifuge (diversifiente) plutôt qu'une sélection centripète (stabilisante) et que les changements de climat subis au cours de cette dérive ont dû encore renforcer cette influence.

Source : MNHN, Paris

Les Microhylidae sont plus spécialisés et aberrants que les Ranidae et les Hyperoliidae. Leur distribution à la fois plus vaste et plus fragmentée suggère une origine plus ancienne, mais peut s'expliquer autrement : Un groupe aussi singulier a pu rencontrer moins d'obstacles à son expansion que des grenouilles et crapauds sans originalité et de ce fait plus exposés à la compétition d'autres formes pareillement ordinaires.

L'hypothèse que nous suggérent les considérations précédentes est que la singularité de ces Amphibiens résulte d'une évolution en vase clos sur le radeau Indien pendant sa traversée de l'Océan du même nom. Dérivés, comme les Hyperoliidae et les Ranidae en Afrique, de Myobatrachidae gondwaniens, ils ont pu rapidement acquérir des caractères plus spécialisés. La proximité d'îles assez nombreuses et minuscules leur a permis d'atteindre bientôt Madagascar, l'Afrique et sans doute l'Asie avant même qu'un contact continental réel se soit établi. On sait que ce genre de dispersion ne s'opère pas par la migration de vastes populations, mais bien par le débarquement fortuit de groupes minuscules. Dans ce cas, le « Founder Principle » de Mayr a dû s'appliquer à plusieurs reprises et l'évolution a dû prendre l'allure d'une radiation adaptative modeste sans doute, mais en accord avec la spécialisation et la diversité des Microhylidae.

*Remerciements.* Il m'est agréable d'exprimer ici ma gratitude au Professeur Théodore Monod qui m'invita à participer à ce Congrès, à mes collègues R. Estes et O. Reig qui m'autorisèrent aimablement à me servir de leur manuscrit et au Consejo Nacional de Investigaciones Cientificas y Tecnicas de la République Argentine dont j'ai utilisé le subside nº 2342 C/70 lorsque j'ai rédigé ce travail. Je remercie aussi bien vivement les Autorités de l'Université Nationale de Tucumân pour m'avoir autorisé à faire le voyage qui fut également payé par leurs soins.

Source : MNHN, Paris

## BIBLIOGRAPHIE


Arl (E.), 1931. — Anura III — Polypedatidae. Das Tierreich, **55** : i-xvi, 1-477.

Audley (C. M.), 1966. — Mesozoic palcogeography of Australasia. *Palaeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, **2** : 1-25.

Bannikov (A.G.), 1958. — Die Biologie des Froschzahnmolches *Hynobius sibiricus* Kessler. *Zool. Jahrb., Abt. Syst.*, **86** : 245-252.

Boulenger (G. A.), 1882. — Catelogue of the Batrachia Salientia S. ecaudata in the collection of the British Museum. *Brit. Mus. London*, XVI, 503 p.

Boulenger (G. A.), 1910. — Les Batraciens et principalement ceux d'Europe. Doin, Paris.

Brundin (L.), 1966. — Transantarctic relationships and their significance as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. *Kungl. Svenska Vetensk. Handl.*, Fjärde Serien, **11**, nº 1 : 1-472.

Darlington (P. J. Jr.), 1965. — Biogeography of the southern end of the world. Cambridge, Mass., 236 pp.

Decrert (K.), 1938. — Beiträge zur Osteologie und Systematik ranider Froschlurche. *Sitzb. naturf. Ges. Freunde*, Berlin : 127-184.

Dietz (R. S.) & Holden (J. C.), 1970. — The break-up of Pangaea. *Scient. Amer.*, **223**, 4 : 30-41.

Estes (R.), 1965. — Fossil salamanders and salamander origin. *Amer. Zool.*, **5** : 319-334.

Estes (R.), 1969. — The Batrachosauroididae and Scapherpetontidae, late Cretaceous and early Cenozoic salamanders. *Copeia* : 225-234.

Estes (R.), 1970. — New fossil pelobatid frogs and a review of the genus Eopelobates. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **139** : 293-339.

Estes (R.), 1970. — Origin of the recent North American lower Vertebrate Fauna : an inquiry into the fossil Record. *Forma et Functio*, **3** : 139-163.

Estes (R.) & Reig (O.), 1973. — Review of Mesozoic Frogs in " Evolutionary Biology of Anurans ". Univ. of Missouri Press.

Griffiths (I.), 1960. — The phylogenetic status of the Sooglossinae. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (13) **2** : 626-640.

Griffiths (I.), 1963. — The phylogeny of the Salientia. *Biol. Rev.*, **38** : 241-292.

Hecht (M.), 1962. — A reevaluation of the early history of the frogs. Part. I, *Syst. Zool.*, **11** : 39-44.

Hecht (M.), 1963. — A reevaluation of the early history of the frogs. Part II, *Syst. Zool.*, **12** : 20-35.

Inger (R. F.), 1967. — The development of a phylogeny of frogs. *Evolution*, **21** : 369-384.

Kluge (A. G.) & Farris (J. S.), 1969. — Quantitative phyletics and the evolution of Anurans. *Syst. Zool.*, **18** : 1-32.

Laurent (R. F.), 1947. — La disposition des dents vomériennes chez les Urodèles et son importance phylogénétique. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, **23** (11) : 1-4.

Laurent (R. F.), 1951. — Deux Reptiles et onze Batraciens nouveaux d'Afrique centrale. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, **44** : 360-381.

Laurent (R. F.), 1951. — Sur la nécessité de supprimer la famille des Rhacophoridae mais de créer celle des Hyperoliidae. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, **45** : 116-122.

Laurent (R. F.), 1964. — Adaptive modifications in frogs of an isolated highland fauna in Central Africa. *Evolution*, **18** : 458-467.

Liem (S. S.), 1970. — The morphology, systematics and evolution of the Old World tree frogs. *Fieldiana Zool.*, **57** : 1-145.

Lynch (J. D.), 1971. — Evolutionary relationships, Osteology and Zoogeography of Leptodactylid Frogs. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, **53** : 1-238.

Martin (H.), 1968. — A critical review of the evidence for a former direct connection of South America with Africa : 25-33, in Fittkau E. J. & Al (ed.). Biogeography and ecology in South America. *I.* The Hague.

Melville (R.), 1966. — Continental drift, mesozoic continents and the migrations of the Angiosperms. *Nature*, **211** (nº 5045) : 116-120.


Source : MNHN, Paris

MORESCALCHI (A.), 1968. — Hypotheses on the phylogeny of the Salientia based on karyological data. *Experientia*, **24** : 964-966.

MORESCALCHI (A.), 1973. — Amphibia. in Capanna E. & A. B. Chiarelli, Ed. " Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution " Acad. Press.

NEVO (E.), 1968. — Pipid frogs from the early Cretaceous of Israel and Pipid evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **136** : 255-318.

NOBLE (G. K.), 1931. — The biology of the Amphibia. New York, Mc Graw Hill, 577 pp.

ORTON (G. L.), 1953. — The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. *Syst. Zool.*, **6** : 79-86.

PARKER (H. W.), 1934. — A monograph of the frogs of the family Microhylidae. *Brit. Mus., London*, VIII, 208 pp.

POYNTON (J. C.), 1964. — The Amphibia of Southern Africa : a faunal study. *Ann. Natal Mus.*, **17** : 1-334.

SALTHE (S. N.) & KAPLAN (N. O.), 1966. — Immunology and rates of enzyme evolution in the Amphibia in relation to the origin of certain taxa. *Evolution*, **20** : 603-616.

TYLER (M. J.), 1971. — The phylogenetic significance of vocal structure in Hylid Frogs. *Univ. Kansas Publ. Mus. Hist. Nat.*, **19**, (4) : 319-360.

VALENCIO (D. A.), EMBLETON (B. J. J.) & VILAS (J. F. A.), 1971. — Reconstrucción y evolución del continente Gondwana sobre la base de datos paleomagneticos y de la propagación de los fondos de los oceanos. *Rev. Asoc. Geol. Arg.*, **26** (1) : 1-23.

WAKE (D.), 1966. — Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders family Plethodontidae *Mem. Soc. Calif. Acad. Sci.*, **4** : 1-111.

* Fundacion Miguel LILLO
SAN MIGUEL DE TUCUMAN, Argentine.

Source : MNHN, Paris

# CARACTÈRES PHISIOLOGIQUES ET BIOCHIMIQUES DES ANOURES EN RAPPORT AVEC LEUR HISTOIRE ÉVOLUTIVE ET PALÉOGÉOGRAPHIQUE DEPUIS LE MÉSOZOIQUE

J. M. Cei

Après l'esquisse si complète du Prof. R. Laurent, Mr. le Prof. Th. Monod a bien voulu que l'on donne ici une extension un peu plus grande aux réaultats de nos recberches dans le domaine de la taxonomie biochimique ; ces résultats aboutissent à des conclusions, chez les Anoures actuels, qui viennent se superposer d'une façon parfois étonnante, aux conclusions de la morphologie et aux données déductives qui se rattachent aux études paléogéographiques, géophysiques et biogéographiques, surtout dans le cas des anciennes liaisons intercontinentales.

Je dois dire d'abord que nos recherches, pendant ces deux dernières années, avaient été provoquées surtout par les travaux fort intéressants de Morescalchi (1966-1972) qui a montré une identité tout à fait remarquable entre les caryotypes des Pélobatidés et des Cératophrydés. Ces derniers, comme nous le savons, sont des Anoures néotropicaux d'une lignée leptodactylienne bien définie, quoique spécialisée. Comme la sérologie nous a toujours donné des éléments critiques très utiles, au moyen des techniques photonréflectométriques des précipitines, en réactions croisées, et sur la base d'une expérience de plus de dix ans, nous avons songé à appliquer ces méthodes à ce thème nouveau, qui, en partant des affinités présentes des antigènes protéiques du sérum, devait nous conduire aux origines phylétiques des groupes en discussion, en recherchant indirectement dans le temps le code d'information génétique commune qui détermine, ou bien qui a déterminé pendant des millions d'années, la synthèse protéique, base de la spécificité des antigènes.

Il ne serait pas opportun évidemment de nous étendre ici sur des détails techniques, qu'on a déjà signalé d'ailleurs dans plusieurs travaux antérieurs (Crf. : Boyden et Coll.). Je passe tout de suite aux résultats. Au moyen de nombreuses réactions croisées, nous avons observé une affinité sérologique vraiement frappante entre Discoglossidae et Pelobatidae, entre les genres *Discoglossus* et *Bombina* d'un côté et *Pelobates* et *Scaphiopus* de l'autre. Ce sont des pourcentages relatifs d'antigènes communs entre 43 et 80 % qui correspondent à des distances sérologiques propres aux réactions entre membres de la même famille, ou, plus souvent encore, entre membres très évolués du même genre. Aux Pélobatidés se rattachent aussi, par leur distance sérologique, les *Xenopus* africains parmi les Pipidae, avec des pourcentages d'antigènes communs entre 60 et 66 %, ce qui représente une expression d'affinité génétique évidente. Si nous considérons ces groupes du point de vue de leur lignée ancestrale, on s'aperçoit qu'ils correspondent à cette souche laurasienne mésozoïque qui a été évoquée précédemment; l'on a songé à retrouver des similarités phylétiques avec les Pipidae australx, par ces formes très particulières, les Palaeobatrachidae du Crétacé et peut-être du Jurassique des régions boréales. Nos conclusions soulignent donc des origines mésozoïques communes, très probables, entre Discoglossidés et Pélobatidés, ce qui a déjà été affirmé, depuis Noble (1931) par plusieurs auteurs, entre autres par Inger (1967), Kluge et Farris (1969), et tout récemment par Estes (1970).

Mais nos recherches ont complètement échoué dans leur but initial de découvrir des affinités entre Ceratophrydae néotropicaux et Pelobatidae holarctiques, caryologiquement si semblables. La distance

Source : MNHN, Paris

sérologique est fort remarquable entre ces Anoures, dont les fossiles sont réciproquement inconnus dans leurs régions de distribution actuelle. (Fig. 1).

Les pourcentages rencontrés dans de nombreuses réactions croisées sont toujours compris en effet entre 25 et 33 %, résultats comparables aux valeurs obtenues entre Discoglossidés et Cératophrydés, qui varient entre 24 et 27 %, et même aux pourcentages rencontrés entre Pélobatidés ou Discoglossidés et d'autres genres de Leptodactylidés, comme *Odontophrynus* ou *Leptodactylus* (20-24 %).

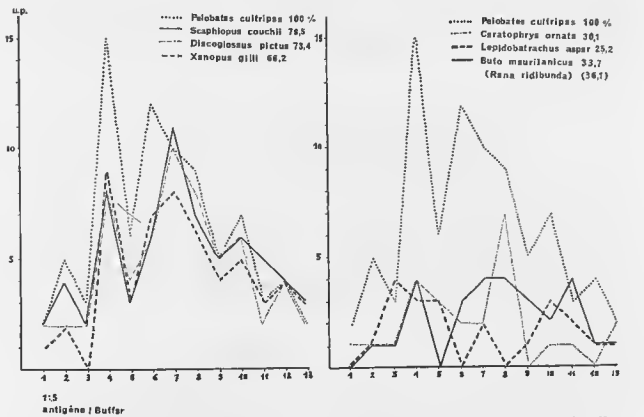



FIG. 1. — Exemples de distances sérologiques entre Pelobatidés et quelques représentants des Archaeobatrachia et Neobatrachia. Le pourcentage homologue (100 %) a été donné par la réaction de précipitines entre un sérum immune anti-*Pelobates cultripes* (en lapin) et les mêmes antigènes sériques du *Pelobates*. Les pourcentages hétérologues relatifs aux autres systèmes spécifiques de protéines ont été indiqués graphiquement par les courbes correspondantes aux réactions avec le même serum anti-*Pelobates cultripes*. Les courbes ont été dessinées au moyen des valeurs photronréflectométriques (ou unités photronréflectométriques : U.P.) correspondants aux différents degrés de turbidités mesurés en suivant les délayures progressives des antigènes, jusqu'à la zone d'excès d'anticorps.

Il faut rappeler ici que même quelques réactions entre Leptodactylidés donnent des pourcentages similaires : par exemple entre *Ceratophrys ornata* et *Odontophrynus* ou *Leptodactylus* on observe des valeurs de 33 ou 34 %, ainsi qu'entre *Telmatobius* et *Caudiverbera (Calyptocephalella)*, ou *Telmatobius* et *Pleurodema* ; au contraire entre *Telmatobius* de la Patagonie extra-andine et le mystérieux *Telmabufo* du Chili, les relations sérologiques sont très intimes. Il paraîtrait donc que l'histoire phylétique du « stock » gondwanien des Leptodactylidés doit s'être écoulée pendant un temps très considérable, aboutissant à des niveaux de différenciation génétique très élevés, tout au moins pour les protéines sériques. Peut être s'agit-il d'un groupe à évolution tachytélique, ce qui semble se vérifier cependant chez les Ranidae, où nous avons enregistré des pourcentages assez bas de réactions hétérologues de précipitines, entre *Rana ridibunda* ou *R. grayi* et *Pyxicephalus adspersus* (33-38 %), et jusqu'entre *Rana ridibunda* et *Ptychadaena superciliaris* (42 %).



Source : MNHN, Paris

Pour en revenir aux Leptodactylidés, les faits discutés dans l'esquisse paléogéographique de Laurent nous apportent des arguments très suggestifs sur leur origine très ancienne et indépendante, probablement néocomienne et sans doute antérieure au Crétacé Supérieur. Cette hypothèse est en accord avec le haut degré de différenciation sérologique et morphologique présenté par les groupes actuels, et en même temps avec leur dispersion ancestrale, réfléchie à présent dans leurs formes relictuelles, comme dans le cas des *Heleophryne* africains limités aux Drakensberg et au Cap. A ce propos je désire souligner d'abord — en priant de m'excuser pour cette digression — que l'on vient de découvrir au Chili, dans la forêt à *Nothofagus* au sud de Valdivia, une nouvelle espèce de *Telmabufo*, T. *australis*, dont on a heureusement capturé les têtards, jusqu'ici inconnus pour ce genre. Leur similarité morphologique et écologique avec les têtards de *Heleophryne* est frappante, (Fig. 2) et nous fait immédiatement songer à des relations très anciennes entre ces Leptodactylidés primitifs, ce qui nous ramène fondamentalement aux liaisons intercontinentales pré-albiennes et à des routes de communication antérieures au « rift » afro-brésilien.

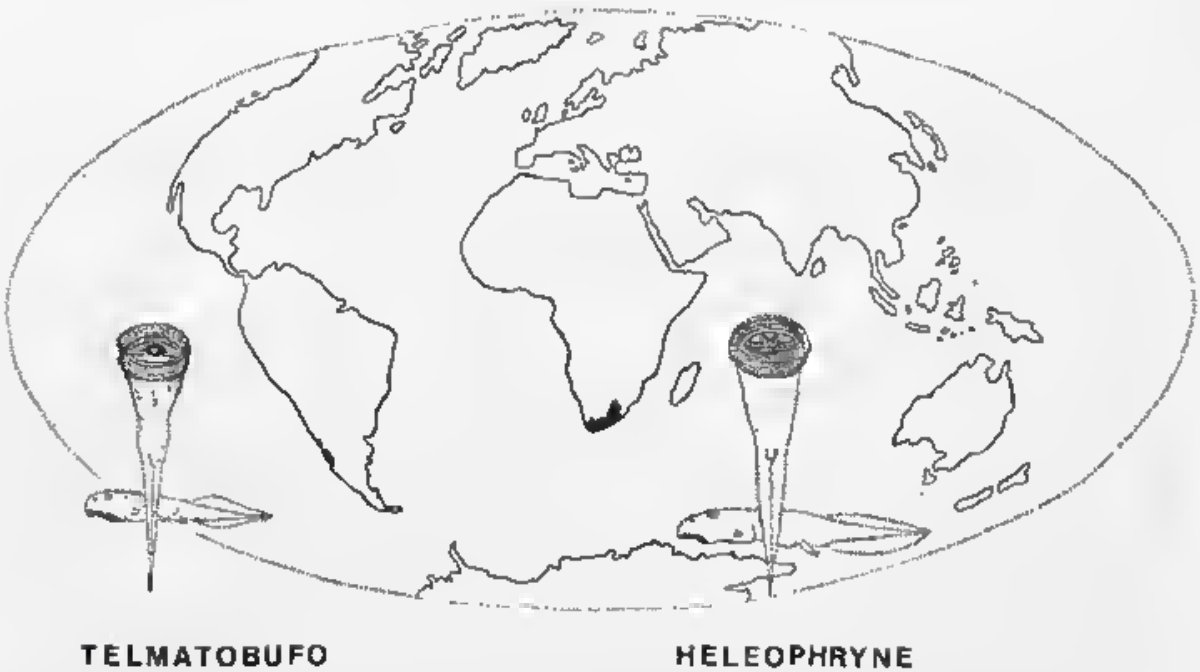



FIG. 2. — Distribution actuelle des genres relictuels *Telmatobufo* et *Heleophryne*, leptodactylidés de souche gondwanienne.

Si nous revenons à la divergence existant entre les résultats constants et significatifs de la sérologie et l'évidence également certaine des études comparatives du caryotype, du point de vue de nos observations, il faut remarquer qu'il n'y aurait pas de relations directes entre les lignées évolutives leptodactyliennes et la lignée laurasienne qui, à partir d'une souche primitive de Discoglossidés, aurait atteint les étapes des Pélobatidés fossiles et actuels. J'aurais désiré également une explication satisfaisante des conditions évolutives signalées par Bogart (1970) pour le caryotype de plusieurs représentants actuels des Leptodactylidés, comme *Eleutherodactylus*, *Syrrhophus* et *Eupsophus*, qui présentent des séries diploïdes très élevées de chromosomes, avec beaucoup de petits chromosomes acrocentriques, ce qui représente cette fois un caractère primitif des Discoglossidae. Ainsi, parmi ces derniers nous trouvons *Alytes* avec 38 chromosomes, dont 2 acrocentriques, pendant qu'*Eleutherodactylus ventrimarmoratus* se caractérise par son caryotype à 36 chromosomes en majorité acrocentriques et *Eupsophus roseus* par son caryotype à 30 chromosomes avec 8 acrocentriques, dont 3 apparemment microchromosomes. Je viens d'apprendre d'ailleurs qu'une interprétation différente de l'accroissement du nombre

Source : MNHN, Paris

chromosomique chez ces Leptodactylidés aurait été proposée tout récemment par Morescalchi (travail à l'impression, comm. pers.) en y envisageant surtout des phénomènes secondaires de fission. D'autre part, des genres primitifs de Leptodactylidés tels que *Batrachyla*, *Caudiverbera* (= *Calyptocephalella*), *Telmatobius* ou *Thoropa*, présentent des caryotypes à 26 chromosomes, sans chromosomes acrocentriques, qui se rattachent aux caryotypes à 26 chromosomes observés chez les Ceratophrydés, absolument convergents avec les caryotypes de *Pelobates*. Il s'agit toutefois de genres de Leptodactylidés complètement différents dès le Paléocène de Patagonie et sans doute issus d'une souche gondwanienne beaucoup plus ancienne, ce que l'on a déjà souligné. J'ajoute à ce point que le caractère éthologique indiqué par Laurent comme départageant à peu près les groupes archaïques antérieurs au Crétacé des familles soi-disant modernes, c'est à dire l'amplexus lombaire des premiers, a été observé chez Heleophrynae, chez Leptodactylidae australasiens, mais aussi dans quelques genres primitifs de Leptodactylidae néotropicaux, comme *Telmatobius somuncurensis* et *Batrachyla*, en étant toujours absent chez Ceratophrydae.

Je ne veux pas achever cet exposé très sommaire sans rappeler quelques autres données empruntées à une autre ligne de recherches : la spécificité des activités enzymatiques de la peau, système d'échange biologiques fondamentaux entre les Batraciens et leur milieu. Parmi les substances très variées que l'on y trouve, notre intérêt a été particulièrement éveillé par les amines biogènes dérivées par hydroxylation, décarboxylation et transméthylation de certains amino-acides, comme le tryptophane, la tyrosine ou l'histidine, mais surtout par les polypeptides (deca- et endecapeptides) synthétisés dans la peau et présentant une puissante action hypotensive, comme l'ont démontré Erspamer et ses collaborateurs.

Nous pouvons remarquer qu'on a rencontré ces polypeptides chez les Leptodactylidés sud-américains, les *Physalaemus* et plusieurs *Leptodactylus*, mais aussi chez les Leptodactylidés australiens, par exemple *Uperoleia*. Ce sont des substances tout à fait semblables, comme la physalaemine ou l'uperoléine, présentant des propriétés physiologiques et pharmacologiques similaires. Il nous paraît intéressant de souligner que, chez les soi-disant Hylidés australiens (ou Nyctimystinae), on rencontre aussi des polypeptides, comme la caeruléine, obtenue chez *Hyla caerulea* (à présent *Litoria*), qui se rapportent directement aux polypeptides de la peau de certains *Leptodactylus* néotropicaux, par exemple

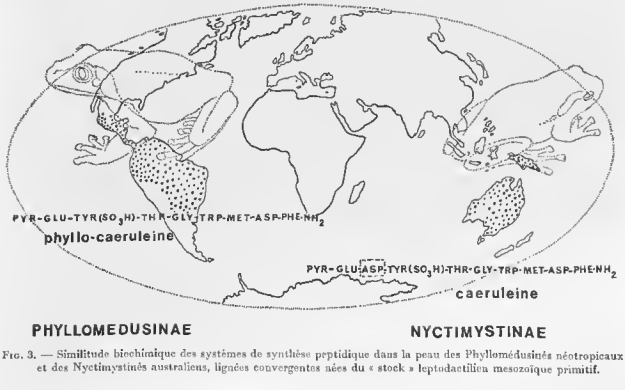



FIG. 3. — Similitude biochimique des systèmes de synthèse peptidique dans la peau des Phyllomédusinés néotropicaux et des Nyctimystinés australiens, lignées convergentes nées du « stock » leptodactilien mesozoïque primitif.

Source : MNHN, Paris

ceux du groupe *pentadactylus*. Chez les Hylidés sud-américains dont on a étudié l'épanouissement évolutif actuel et où il nous semble remarquable de constater la présence, chez plusieurs espèces, d'une amine phénolique, la leptodactyline, si caractéristique des Leptodactylidés ; on ne retrouve ces polypeptides que chez les Phyllomedusinae spécialisés. Il s'agit d'un groupe arboricole fortement convergent morphologiquement avec les « Hylidés » australiens tout au moins pour le complexe *caerulea*, et, peut être, en relation ancestrale lui aussi avec des « stocks » leptodactylides (ou même bufonides ?), ce que nous avons observé dans des travaux antérieurs par des recherches sérologiques préliminaires. Il suffit d'observer ci-dessous les séquences des chaînes peptidiques de la caeruléine (présente chez *Xenopus*, *Litoria*, *Leptodactylus labyrinthicus*, *L. laticeps*, *L. rubido* ou *L. curtus*) et de la phyllo-caeruléine de *Phyllomedusa* (*sauvagii*, *hypochondrialis*, *bicolor*, *dachnicolor*, etc..). Il est vraiment étonnant de constater que toute la différence structurelle entre ces substances se concentre sur l'absence d'un seul amino-acide, dans la phyllo-caeruléine. (Fig. 3).

Que peuvent nous suggérer toutes ces données évidemment non fortuites, du point de vue de l'information génétique et au niveau de l'évolution des embranchements fossiles et actuels des Amphibiens ? Même ici, il faut le dire, ces aspects presque transitoires et terriblement dynamiques du métabolisme, quoiqu'étroitement spécifiques, peuvent rendre des services aux théories qui tentent d'expliquer les origines et les routes de dispersion suivies dans le passé par les Anoures.

Laurent a supposé que les soi-disant Hylidae d'Australie (ou Nyctimystinae) descendent des Leptodactylidae autochtones. Et voici qu'ils partagent leurs systèmes de synthèse polypeptidique de la peau, et, de plus, qu'ils se rattachent sur ce point à leurs lointains parents d'Amérique du Sud, dont les Cycloraninae et les Myobatrachinae semblent avoir gardé également beaucoup de codes ancestraux communs d'information génétique, lors de leur isolement si reculé dans le temps, après la séparation mésozoïque des continents australs et l'effacement des voies de connexion antarctiques. En effet on ne saurait distinguer, comme nous l'avons dit, dans les chromatogrammes ou à l'analyse peptidique, la caeruléine de *Hyla caerulea* des polypeptides du tégument de certains *Leptodactylus* du Brésil ou d'Argentine.

On doit enfin signaler, pour souligner l'importance de ces caractères biochimiques comme indicateurs indirects des grandes lignées ou courants phylogénétiques et de leurs relations probables dans le temps et l'espace, que, par exemple, tous les Bufonidés n'ont apparemment pas de polypeptides dans leur peau, si richement variée en amines biogènes dérivées surtout du tryptophane ; que les Ascaphidae *(Ascophus)* y fabriquent, joint avec le 5-HT, un remarquable mélange polypeptidique, encore imparfaitement connu ; que Rhinophrynidae, Pelobatidae et Microhylidae se sont montrés jusqu'ici complétement dépourvus de ce genre de corps ; que Discoglossidae sont au contraire très riches en polypeptides particuliers à action hypotensive ; cependant que les Ranidés présentent de très grandes variations, en passant de groupes évolutifs tout à fait vierges de ces métabolites à des groupes fortement spécialisés pour la synthèse d'autres chaînes polypeptidiques, appartenant cette fois aux bradychinines.

Il est évident qu'ont peu suivre des caractères physiologiques ou métaboliques dans l'histoire d'un *taxon* relativement élevé comme chez les Anoures, et que leur présence, leur différenciation et leur complexité aboutissent à des critères de discussion à peu près parallèles aux critères morphologiques, même dans le domaine si hérissé de difficultés que constituent les problèmes des routes de dispersion et des relations d'affinité qui s'y rattachent.

Source : MNHN, Paris

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


Anastasi, A., Bertaccini, G., Cei, J. M., De Caro, G., ; Erspamer, V. and Impicciatore, M. 1969 — Structure and pharmacological actions of Phyllocaerulein, a Caerulein-like nonapeptide : its occurrence in extracts of the skin of *Phyllomedusa sauvagei* and related *Phyllomedusa* species. *British Journ. Pharmacol.*, 37,1 : 198-206.

Anastasi, A., Bertaccini, G., Cei, J. M., De Caro, G., Erspamer, V., Impicciatore, M., and Roseghini M., 1970. — Presence of Caerulein in Extracts of the skin of *Leptodactylus pentadactylus labyrinthicus*, and of *Xenopus laevis*. *British Journ. Pharmac.*, 38, 1 : 221-228.

Anastasi, A., Erspamer, V. and Bertaccini, G. — 1965 — Occurence of bradykinin in the skin of *Rana temporaria*. *Comp. Biochem. Physiol*,. 14 : 43-52.

Anastasi, A., Erspamer, V., Bertaccini, G. and Cei, J. M., 1966. — Isolation, aminoacid sequence and biological activity of Phyllokinin (Bradikinil-isoleucyltyrosine O-sulphate), a bradykinin-like endecapeptide of the skin of *Phyllomedusa rohdei*. In : Hypotensive Peptides, Ed. E. G. Erdös, N. York Springer Verlag.

Anastasi, A., Erspamer, V. and Bucci, M., 1971. — Isolation and amino-acid sequences of Alytesin and Bombesin, two Analogous active Tetradecapeptides from the skin of European Discoglossid Frogs. *Arch. Biochem. Biophxs.*, 148, 2 : 443-446.

Anastasi, A., Erspamer, V. and Cei, J. M., 1964. — Isolation and aminoacid sequence of physalaemin, the main active polypeptide of the skin of *Physalaemus fuscumaculatus*. *Arch. Biochem. Biophys.*, 108 : 341-348.

Anastasi, A., Erspamer, V. and Endean, R., 1968. — Isolation and aminoacid sequence of caerulein, the active decapeptide of the skin of *Hyla caerulea*. *Arch. Biochem. Biochem.*, 125 ; 57-58.

Anastasi, A., Falconieri Erspamer, G., 1970. — Occurrence of Phyllomedusin, a Physalaemin-like Decapeptide, in the skin of *Phyllomedusa bicolor*. *Experientia*, 26, 866.

Bertaccini, G., Cei, J. M. and Erspamer, V., 1965. — Occurrence of physalaemin in extracts of the sktn of *Physalaemus fuscumaculatus* and its pharmacological actions on extra-vascular smooth muscle. *Brit. J. Pharmacol.*, 25 : 363-379.

Bocart, J. P., 1970. — Systematic problems in the amphibian family Leptodactylidae (Anura) as indicated by karyotypic analysis. *Cytogenetics*, 9 : 369-383.

Boyden, A., 1958. — Comparative Serology : Aims, Methods and Results. Serol. and Biocb. Comparison of Proteins, 3-24.

Boyden, A., 1963. — Precipitin Testing and Classification. *Systematic Zoology*, 12, 1 : 1-7.

Boyden, A., 1967. — The place of precipitin testing among newer trends in taxonomy (Symposium on Newer, Trends in Taxonomy held at New Delhi on January 28-30, 1966). *Bull. Nat. Inst. of Sciences of India* **34** : 108-117.

Boyden, A. and De Falco, J. R., 1943. — Report on the use of the Photron eflectometer in serological comparisons. *Physiolog. Zool.*, 16, 3 : 229-241.

Boyden, A. and Gemeroy, D., 1950. — The relative position of the Cetacea among the orders of Mammalia, as indicated by precipitin tests. *Zoologica*, **35** : 145-151.

Cei, J. M., 1963. — Some Precipitin Tests and preliminary remarks on the systematic relationships of four South American Families of Frogs. *The Serol. Museum Bull.* nº 30 : 4-6.

Cei, J. M., 1965. — The relationships of some Ceratophrydid and Leptodactylid genera as indicated by precipitin tests. *Herpetologica*, 20, 4 : 217-224.

Cei, J. M., 1969. — Tests de precipitinas y relaciones serologicas entre especies del género *Lepidobatrachus* Budgett (Anura, Ceratophrydae). *Physis*, 28, 77 : 273-277.

Cei, J. M., 1970. — La posición filética de Telmatobiinae, su discusión reciente y significado critico de algunos inmunotests. *Acta Zool. Lilloana*, 27 : 181-192.

Cei, J. M., 1972. — Geographical barriers and serological relationships in some African Toads of the *Bufo regularis* complex. *Arqu. Museu Bocage*, 2e Serie : 233-245.


Source : MNHN, Paris

Cei, J. M., 1972. — Precipitin tests and taxo-serological status of some european toads of *Bufo bufo* group. Arqu. Museu Bocage, 2ª Serie, : 385-393.

Cei, J. M., 1972. — El supuesto origen pelobatideo de Ceratophrydae y las afinidades serológicas de Archaebatrachie. Comm. III Jornadas Arg. Zool. Mendoza, Noviembre 1972.

Cei, J. M., 1972. — Archaebatrachia versus Neobatrachia : a first serological approach. *The Serological Museum Bull.* N. 48 : 1-8.

Cei, J. M., and Cohen, R. 1965. — Serological relationships in the *Leptodactylus pachypus* species group (Amphibia. Salientia). *Copeia*, 2 : 155-158.

Cei, J. M., and Erspamer, V. 1965. — Substancias activas de la piel y su interés para las relaciones taxonómicas generales de los Hylidos. Acta III Congreso Sudam. Zool. Santiago de Chile, Oct. 1965. *Inv. Zool. Chil.* (sous presse).

Cei, J. M., and Erspamer, V. 1965. — Relaciones taxonómicas y evolución bioquímica de las aminas biógenas en el género *Leptodactylus*. Acta III Congr. Sudam Zool., Santiago de Chile, Oct. 1965. *Inv. Zool. Chil.* (sous presse).

Cei, J. M., & Erspamer, V. 1965. — Datos cromatográficos sobre los derivados indólicos de la piel de los Bufónidos en relación con su posición sistemática. Acta III Congr. Sudam. Zool. Santiago de Chile, Oct. 1965. *Inv. Zool. Chil.* (sous presse).

Cei, J. M. and Erspamer, V., 1966. — Biochemical taxonomy of South American Amphibians by means of skin amines and polypeptides. *Copeia*, 1 : 74-78.

Cei, J. M., Erspamer V. and Roseghini, M., 1967. — Taxonomic and evolutionary significance of biogenic amines and polypeptides occurring in Amphibian skin. I. Neotropical Leptodactylid Frogs. *Systematic Zool.*, 16, 4 : 328-342.

Cei, J. M., Erspamer, V. and Roseghini, M., 1968. — Taxonomic and evolutionary significance of biogenic amines and polypeptides occurring in Amphibien skin. II. Tosda of genera *Bufo* and *Melanophryniscus*. *Systematic Zool.* 17, 3 :

Cei, J. M., Erspamer, V., Roseghini, M., 1972. — Biogenic Amines. Chap. XII : in « Evolution of the Genus *Bufo* ». Edit. W. F. Blair. Univ. Texas Press.

Erspamer, V., 1959. — Isolation of Leptodactyline (m-hydroxy-phenylethyltrimethylammonium) from extracts of *Leptodactylus* skin. *Arch. Biochem. and Biophys.*, 82 : 431-438.

Erspamer, V., 1970. — Progress report : Caerulein. Gut, 11 : 79-86.

Erspamer, V., 1971. — Biogenic Amines and Active Polypeptides of the Amphibian skin. *Annual Rev. of Pharmacol.*, 11 : 327-350.

Erspamer, V., Anastasi, A., Bertaccini, G. and Cei, J. M., 1964. — Structure and pharmacological actions of physalaemin, the main active polypeptide of the skin of *Physalaemus fuscumaculatus*. *Experientia*, 20 : 489-490.

Erspamer, V., Bertaccini, G. and Cei, J. M., 1962. — Occurrence of bradykinin-like substances in the amphibian skin. *Experientia*, 18 : 563-564.

Erspamer, V. and Cei, J. M., 1963. — Approach to a Biochemical Taxonomy through screening of biogenic amines and polypeptides in the skin of South American Amphibians. Summ. Proc. Contribute Papers XVI Intern. Congr. Zool. Washington : 1963.

Erspamer, V., De Caro, G. and Endean, R., 1966. — Occurrence of a physalaemin-like polypeptide (uperolein) and other active polypeptides in the skin of *Uperoleia rugosa*. Experientia, 22 : 738-739.

Erspamer, V., Falconieri Erspamer, G., Inselvini, M. and Negri, L., 1972. — Occurrence of Bombesin and Alytesin in extracts of the skin of three European Discoglossid Frogs and Pharmacological actions of Bombesin on extravascular smooth muscle. *British Jour. Pharmacol.*, 45, 2 : 333-348.

Erspamer, V., Roseghini, M. and Cei, J. M., 1964. — Indole-, imidazole-, and phenylalkylamines in the skin of thirteen *Leptodactylus* species. *Biochem. Pharmacology*, 13 : 1083-1093.

Erspamer, V., Roseghini, M., Endean, R. and Anastasi, A., 1966. — Biogenic amines and active polypeptides in the skin of Australien amphibians. *Nature*, 212, 5058 : 204.

Estes, R., 1970. — New fossil Pelobatid Frogs and a review of the genus *Eopelobates*. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 139, 6 : 293-339.

Formas, J. R., 1972. — A second species of Chilean Frog genus *Telmatobufo*. *J. of Herpetology*, 6, 1 : 1-3.

Source : MNHN, Paris

INGER, R. F., 1967. — The development of a Phylogeny of Frogs. *Evolution*, 21, 2 : 269-284.

KLUGE, A. G. and FARRIS, J. S., 1969. — Quantitative phyletics and the evolution of Anurans. *Systematic Zool.*, 18, 1 : 1-32.

LAURENT, R., 1967. — Texonomia de los Anuros. *Acta Zool. Lilloana*, 22 : 207-210.

LAURENT, R., 1972. — La distribution des Amphibiens et les translations continentales. Theme N° 1 — Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque. XVII Congrès Internat. de Zool. Monte Carlo, 25-30/9/72, 1-16.

MORESCALCHI, A., 1966. — Cariologia comparata di *Alytes obstetricans* (Laurenti) e dei Discoglossidae Europei. *Riv. Biol.*, 19 : 3-40.

MORESCALCHI, A., 1966. — Le relazioni tra il cariotipo di alcuni Anuri Diplasioceli. *Boll. Zool.*, 33 : 165-166.

MORESCALCHI, A., 1967. — Note citotassonomiche su *Ascaphus truei* Stejn. (Amphibia Salientia). *Att. Soc. Peloritana Sc. fis. mat. nat.*, 13 : 23-30.

MORESCALCHI, A., 1967. — The close karyological affinities between a *Ceratophrys* and *Pelobates* (Amphibia Salientia). *Experientia*, 23 : 1071-1072.

MORESCALCHI, A., 1968. — Initial cytotaxonomic data on certain families of Amphibious Anura (Diplasiocoela, after Noble). *Experientia*, 24 : 280-283.

MORESCALCHI, A., 1968. — The karyotypes of two specimens of *Leiopelma hochstetteri* Fitz. (Amphibia Salientia). *Caryologia*, 21 : 37-46.

MORESCALCHI, A., 1968. — I cromosomi di alcuni Pipidae (Amphibia, Salientia). *Experientia*, 24 : 81-82.

MORESCALCHI, A., 1968. — Hypotheses on the phylogeny of the Salientia, based on karyological data. *Experientia*, 24 : 964-966.

MORESCALCHI, A., 1968. — Observations on the chromosomes of some Leptodactylidae. Actas IV Congreso Latinoamericano de Zoologia, (sous presse).

MORESCALCHI, A., 1968. — Some trends of karyological evolution in the Anura. Actas IV Congreso Latinoam. de Zool. (sous presse).

MORESCALCHI, A., 1969. — Cytology and Phylogeny. Sommario della comunicazione presentata al « NATO Advanced Study Institute in Vertebrate Evolution ». (sous presse).

MORESCALCHI, A., 1970. — Karyology and Vertebrate Phylogeny. *Boll. Zool.*, 37 : 1-28.

MORESCALCHI, A., 1971-2. — Comparative karyology of the Amphibia. *Boll. Zool.*, 38 : 317-320.

MORESCALCHI, A., 1973. — Amphibia. In : Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution. B. Chiarelli and E. Campanna Eds., Academic Press. : 233-346.

NOBLE, G. K., 1931. — The Biology of the Amphibia. Graw Hill. Ed., N. Y. 577 pp.

TYLER, M. J., 1971. — The phylogenetic significance of vocal structure in Hylid Frogs. *Univ. Kansas Public. Mus. Nat. Hist.*, 19, 4 : 319-360.

Source : MNHN, Paris

## DISCUSSION

*A la suite des communications du Professeur R. F. Laurent et du Professeur J. M. Cei.*

*Intervention du Professeur R. Hoffstetter :*

J'ai été très intéressé par la vision mondiale des relations phylétiques et de l'histoire des Lissamphibiens que viennent de nous offrir les Prof. Laurent et Cei. Je ne puis malheureusement apporter qu'une contribution modeste à ce débat, car bien des familles considérées sont inconnues à l'état fossile.

Toutefois, je crois utile de signaler la publication récente (*Palaeovertebrata*, juillet 1972) d'un petit travail de Mme Vergnaud-Grazzini et de moi-même, établissant pour la première fois la présence de Paleobatrachidae dans des gisements français (Cernay, Laugnac, Sansan) et précisant les caractères de la famille, ainsi que son extension verticale et horizontale. D'après les documents publiés, la famille n'est connue avec certitude qu'en Europe, depuis le Paléocène (Cernay) jusqu'à la limite Plio-Pléistocène (Pologne et Roumanie occidentale). Il s'y ajoute un fossile découvert par l'équipe de W. Kühne dans le Jurassique supérieur de Catalogne : je n'ai pas vu la pièce, mais Z. Spinar (dont on connaît la haute compétence sur ce groupe) l'interprète comme un vrai Paléobatrachidé, tandis que Seiffert (publication récente) y reconnaît des traits de Paléobatrachidés et de Ranidés. Rien ne permet d'établir la présence de la famille en Asie. En ce qui concerne l'Amérique du Nord (où certains restes de l'Éocène avaient été attribués à tort aux Paleobatrachidés), je ne puis évidemment préjuger des indications inédites (Estes et Reig) mentionnées par le Prof. Laurent. De toute façon, il s'agit d'un groupe laurasien d'origine ancienne mais il est loin d'être certain qu'il ait occupé toute la Laurasie.

Assurément, les Paléobatrachidés, très aquatiques, ont eu un mode de vie comparable à celui des Pipidés qui, eux, sont essentiellement gondwaniens (je rejoins M. Laurent sur ce point : dans la note citée, nous remarquons que le gisement crétacé israélien qui a livré des Pipidés à Nevo se situait à cette époque au Sud de la Tethys et n'autorise donc pas l'hypothèse d'une origine asiatique du groupe).

Je ne puis cependant suivre M. Hecht quand il place les Paléobatrachidés parmi les Aglosses. Certes cette famille présente des caractères communs avec les Pipidés, comme l'a déjà vu Wolterstorff, traduisant peut-être des adaptations parallèles. Mais de nombreux autres traits séparent les deux familles et même une observation de Spinar sur un spécimen bohémien permet de supposer l'existence d'une langue chez les Paleobatrachidés.

Le Professeur G. Hoffter pose une question sur la dispersion des Urodèles.

*Seconde intervention du Professeur R. Hoffstetter :*

En réponse à la question du Dr Hoffter, je puis préciser que, au début du Tertiaire, des échanges fauunistiques ont certainement eu lieu entre l'Amérique du Nord et l'Europe par voie nord-atlantique (Groenland) ; à ce moment un bras de mer ouralien séparait l'Europe de l'Asie (voir Kurten). Les exemples les plus connus concernent les Mammifères (*Hyracotherium*, *Paratherium*, etc.). Et nous avons été conduits, J.-C. Rage et moi-même (*Ann. Paléont.* 1972) à envisager le passage de Serpents Érycinés par cette même voie pour rendre compte de la distribution de cette sous-famille de Boïdés.

La communication groënlandaise s'interrompt avant la fin de l'Éocène. Plus tard, au cours de l'Oligocène, la barrière marine ouralienne disparaît et d'autres échanges se produisent entre l'Amérique du Nord et l'Eurasie, cette fois par le « pont » de Behring.

*Intervention du Professeur A. Morescalchi :*

The karyological data collected by myself have been interpreted in some different ways by the two relaters ; in general, I agree with Laurent's conclusions, save one point ; however, I must observe the knowledge of my data to another occasion, as I have written on the subject a long chapter, now in press, that cannot be summarized here.

The point of disagreement with Laurent's hypothesis is that regarding a possible duality between geographic distribution of the most primitive frogs families. Indeed, the presence of *Ascaphus* in North America and the northern distribution of the derived Discoglossids, may be signs of a pangean radiation of the Ascaphids in early Mesozoic.

Source : MNHN, Paris

*Intervention du Professeur R. F. Laurent :*

*Question.*

1. Comment faut-il interpréter la valeur relativement basse observée entre deux espèces du genre *Bufo*, et de quelles espèces s'agissait-il ?

2. Les valeurs observées entre *Rana* et *Pyxicephalus* ou *Rana* et *Ptychadena* confirment la grande hétérogénéité du genre *Rana* sensu lato, pourtant niée par Zurger sous prétexte de leurs ressemblances écologiques.

3. La convergence est toujours possible même pour certains complexes de caractères reliés par des déterminismes adaptatifs ou autres (caryologie, sérologie, ....)

4. *Ascaphus* peut-être un « pré-Discoglosside ». A ce niveau les affinités, reposant sur l'absence de spécialisations, peuvent être plus apparentes que réelles.

*Réponse du Professeur J. M. Cei :*

Il s'agit plutôt de plusieurs espèces du genre *Bufo* qu'on rencontre souvent à des distances sérologiques remarquables. *Bufo variegatus* du Chili, par exemple, donne des valeurs relativement basses avec les crapauds du groupe *spinulosus*, sympatrides. On peut interpréter ces résultats dans le domaine des affinités sérologiques, en considérant ce genre en processus actif de différenciation évolutive, ce qui peut bien se rattacher à la différenciation génétique des systèmes d'antigènes, qui sont toujours à la base des réactions spécifiques homo-hétérologues des précipitines.

Cet argument peut s'appliquer également à la différenciation de ce « super-genre » classique, l'ancien taxon *Rana*, dont M. le Prof. Laurent vient de souligner la grande hétérogénéité, indépendamment des ressemblances écologiques. Sans doute la convergence doit jouer un grand rôle dans l'établissement de caractères apparemment indépendants, quoique reliés par leurs déterminismes adaptatifs.

Il n'y a pas de données détaillées sur *Ascaphus* et sa position « pré-Discoglosside » du point de vue des observations sérologiques. Toutefois, même l'absence de différenciation reposant sur l'absence de spécialisation, rappelée ici par le Prof. Laurent peut signifier un argument suggestif sur la primitivité et l'indépendance phylétique des Archaeobatrachia.

*Seconde intervention du Professeur A. Morescalchi (après la communication du Professeur Cei) :*

It is probable that *Bufo regularis* is a heterogenous complex of species, also from a cytogenetic point of view ; in fact, Griffin *et al.* (1970) have found that *B. regularis pardalis* has 2n = 22 chromosomes, instead than 2n = 20 as the other species of the *regularis* complex.

Source : MNHN, Paris

# EARLY TRIASSIC TETRAPODS AND GONDWANALAND

by Edwin H. Colbert

The Museum of Northern Arizona, Flagstaff

La communication du Professeur E. H. Colbert a été exposée par le Professeur C. Patterson.

## INTRODUCTION

The geological revolution of the past decade — a revolution in scientific theory and thought as profound as the biological revolution initiated by Darwin a century ago — involves more than geology. The strictly geological concepts are of great dimensions ; being concerned with the fragmentation of vast former continental masses, the drift of continents caused by the movement of tectonic plates across the surface of the globe, the spreading of the sea floor and the descent of the leading edges of plates into deep oceanic trenches, magnetic reversals and the like. But in our preoccupation with such immense physical events we must not lose sight of the fact that these happenings during the course of past earth history have necessarily involved living things. And the theory of continental drift, if it is to be viable, must take cognizance of the relationships and the distributions of plants and animals ; there must be reasonable agreement between the theory and what we know about the established facts of paleobiology (and of current biology, as well). In brief, does the theory of continental drift, in its present elaborate and sophisticated form, agree with the past and present distributions of organisms on the world, and conversely, does the theory explain these distributions ?

Perhaps this question has sometimes been given less attention than it deserves, in part because there have been multiple explanations for the distributions of fossil land-living organisms. For example the presence of the early Permian reptile, *Mesosaurus*, in South Africa and in Brazil and nowhere else, was taken by many authorities as strong proof for the former close ligation between Africa and South America. But *Mesosaurus* was obviously an aquatic reptile, so one could argue that perhaps it swam from one continent to the other. This was not a convincing argument, but it could not be ruled out. As another approach, it could be argued that *Mesosaurus* made the journey between South Africa and southern Brazil the long way around — through Africa, across Asia, across a Bering Straits connection, down through North America and across a Panamanian isthmus into South America. Again, this did not seem like a convincing argument, yet it could not be ruled out merely because long distances are involved. Nor could it be ruled out completely by virtue of the fact that no remains of *Mesosaurus* have been found along the presumed route of migration ; such absences could be attributed as possibly owing to the accidents of preservation and discovery. And what holds for *Mesosaurus* might be maintained for the fossils of other vertebrates on the various modern continents. Except for Antarctica and Australia, it could be argued that the continents in their present positions are connected by adequate intercontinental bridges (it being recognized, of course, that the present separation of Alaska from Siberia is a temporary relationship of geologically recent origin), and that such may have been the case in past geologic periods.

Source : MNHN, Paris

The discovery within the past three or four years of fossil amphibians and reptiles in Antarctica, however, brings new dimensions into the problem of the past distributions of land-living vertebrates. And it has necessitated the reevaluation of the evidence that has gone before. This will be a prime consideration in the present discussion.

## TRIASSIC TETRAPODS IN ANTARCTICA

It so happens that the fossil tetrapods found in Antarctica are of early Triassic age. And this is in many respects fortunate, because the record of Triassic land-living vertebrates extends through the other continental regions, and is frequently abundantly documented. Permian amphibians and reptiles in Antarctica would be useful, too, but perhaps not quite so helpful, because of the lacunae in the Permian record — in South America, for instance. Land-living tetrapods of later ages would also serve, but would not be quite so pertinent, since they would be contained within continental fragments that presumably were drifting apart. So it is especially fortunate that fossils of early Triassic age were found in Antarctica — in a portion of the theoretical Gondwanaland continent just prior to the break-up of this great land mass.

The first inkling of terrestrial vertebrates of significant geological age in Antarctica was the discovery in December, 1967, by Peter Barrett, a New Zealand geologist, of a fragment of a labyrinthodont amphibian jaw. This specimen was found on the slopes of Graphite Peak in the Transantarctic Mountains, near the Beardmore Glacier, and about 500 kilometers from the South Pole. It was found in sandstones belongig to the Fremouw Formation, a rock unit of presumed early age Triassic.

As a result of this discovery, a concerted effort was undertaken, to search out and collect Triassic vertebrates in Antarctica. Two field trips were made to the Transantarctic Mountains, during the austral summers of 1969-1970, and 1970-1971. Numerous fossil remains were collected on both of these trips; first at Coalsack Bluff, about 50 kilometers west of the immense Beardmore Glacier and about twice that distance from Graphite Peak, and subsequently at Shackleton Glacier some 250 kilometers to the east of Coalsack Bluff. All of the fossils were collected in the Fremouw Formation.

The Fremouw Formation is one unit in the Beacon Group, a thick sequence of sediments ranging in age from the Devonian to the Jurassic. These sediments are essentially horizontal throughout most of their exposures, they are intruded by extensive dolerites, and frequently are capped by basalts. Interestingly, similar relationships occur in the Karroo rocks of South Africa. The Fremouw Formation, an alternation of sandstones, mudstones and shales, cut by dolerites, rests upon the Permian Buckley Formation below, composed of dark shales and coals with abundant local deposits of the Gondwana plant, *Glossopteris*. Above the Fremouw Formation are other Triassic sediments, first the Falla Formation, and on top of that the Prebble Formation. Above the Beacon sequence are the Kirkpatrick Basalts, of Jurassic age. The intrusive Ferrar dolerites also are of Jurassic age. Fossil wood is found in the Fremouw Formation, and in its upper portions, at least, the characteristic southern hemisphere Triassic plant, *Dicroidium*.

The vertebrates of the Fremouw Formation, with which this present paper is especially concerned, are common — one might say, abundant — and belong to a considerable series of genera and species, many of which have as yet to be studied in detail. There are small and large labyrinthodont amphibians, including the new genera, *Cryobatrachus* and *Austrobrachyops*, related to the South African forms, *Lydekkerina* and *Batrachosuchus*, respectively.

The reptiles show considerable variety. Perhaps the most significant form is the genus *Lystrosaurus*, recognized at an early stage in the first season of collecting, and found rather abundantly preserved. Moreover, it seems almost certain that at least two species, *Lystrosaurus murrayi* and *Lystrosaurus curvatus* are in Antarctica. *Lystrosaurus* is a rather highly specialized dicynodont, one of the therapsid reptiles, showing modifications for living in an environment of rivers, lakes and swamps. One might compare it in a vague way with a modern mammalian hippopotamus. It seems almost certain that *Lystrosaurus* was an herbivore.

Source : MNHN, Paris

Along with *Lystrosaurus* in Antarctico is the small, carnivorous cynodont therapsid, *Thrinaxodon*, known from a considerable series of partiolly articulated specimens. Otber eynodonts may be in the fauna, but this has as yet to he determined. The eynodonts were active predators, fulfilling the roles in their day that wolves and foxes do in modern mammalian faunas. Also present is the cotylosaurian genus, *Procolophon*, a small reptile that wes perhaps « lizard-like » in its ecological edaptations.

The presence of " lizerd-like " reptiles in the Fremouw Formation is augmented by numerous skeletons and bones of small eosuebian reptiles, probably on the direct evolutionary line leading to the lizards of leter ages. Finally, thsre are hones of thecodont reptiles in the Antarctie sediments, these being characteristie Triassic reptiles from some of which there evolved the dominant reptiles of later Mesozoic times — the dinosaurs, crocodilians and pterosaurs.

Sueh is the eomposition (at least in pert) of the Fremouw fauna ; lahyrinthodont amphibians, *Lystrosaurus*, *Thrinaxodon*, *Procolophon*, small eosuchians and thecodonts. In essence this is the so-called *Lystrosaurus* feuna, so abundantly represented in the lowest Triessic sediments of South Africa. Let us therefore look at the classic *Lystrosaurus* fauna in its type loeality.

## THE *LYSTROSAURUS* FAUNA OF AFRICA

The Karroo System of South Africa is composed of four extensive Series of sedimentary rocks, these being from hottom to top the Dwyka, Eeca, Beaufort and Stormherg, ranging in age from the Carboniferous through the Triassic. The Lower Beaufort beds are of late Permien age, the Middle and Upper Beaufort of early Triassic age, and the Stormherg Series is of late Triassic relationships. The rocks of the Kerroo System are exposed in a series of concentric rings in the Great Karroo Basin, with the highlands of Lesotho, dominated by the impressive Drakensbergs, forming a core or center. The sediments are essentielly horizontal, and are frequently intruded by dolorites, a situation that as we have seen is characteristic of Antarctica.

The *Lystrosaurus* Zone, composed of shales and sandstones, comprises the Middle Beeufort beds. It overlies the Upper Permian *Cistecephalus* Zone of the Lower Beaufort beds, and is in turn sueceeded hy the Lower Triassic *Cynognathus* Zone of the Upper Beaufort. (The *Procolophon* Zone, commonly indicated as coming hetween the *Lystrosaurus* and *Cynognathus* Zones, seems almost certainly a facies of the former.)

Fossils are numerous in the *Lystrosaurus* Zone, end they are composed overwhelmingly of the genus *Lystrosaurus*. Associated with this reptile, the remains of which form fully 85 percent of all fossils recovered from the Zone, ere some of the other tetrapods that we have alrsady seen in Antarctica. As in the South Polar continent, labyrinthodont amphihians are present, of which the large genus, *Uranocentrodon (Rhinesuchus)*, and the small form, *Lydekkerina* are cheracteristic. As for reptiles, more than two dozen species of *Lystrosaurus* have been described ; prohahly six are valid, including *L. murrayi* (the generic type) and *L. curvatus*, both of which are in Antarctica. *Thrinaxodon*, the carnivorous therapsid, is present es it is in Anterctica, and in addition there are some fourteen other genera of theriodonts, or therapsid earnivores, within the fauna. The little lizard-like cotylosaurian, *Procolophon*, as well as a closely related form, *Owenetta* are characteristic of the *Lystrosaurus* fauna in Africa. So are the eosuchien precursors of the true lizards, *Pricea* and *Prolacerta*, although these reptiles do not occur in anything like the abundance with which they do in Antaretica. Finally there are rather large thecodont reptiles, *Chasmatosaurus* or *Proterosuchus*.

The similarities of the *Lystrosaurus* fauna in Antarctica to the type *Lystrosaurus* of Africa are ohvious. Making allowences for antarctic materials that as yet have not been studied in detail, the comperisons may be listed as follows.

| *Lystrosaurus* Zone, Africa | Fremouw Formation, Antarctica |
|---|---|
| Amphihia | Amphibia |
| *Lydekkerina* | *Cryobatrachus* |
| *Uranocentrodon* | *Austrobrachyops* |

Source : MNHN, Paris

| Reptilia | Reptilia |
|---|---|
| *Lystrosaurus murrayi* | *Lystrosaurus murrayi* |
| *Lystrosaurus curvatus* | *Lystrosaurus curvatus* |
| *Lystrosaurus* — four other species | |
| *Thrinaxodon* | *Thrinaxodon* |
| Other theriodont genera | Possibly other genera |
| *Procolophon* | *Procolophon* |
| *Owenetta* | |
| *Pricea* | Small cosuchians of comparable size |
| *Prolacerta* | |
| *Chasmatosaurus* [1] | Tbecodonts |
| *Proterosuchus* [1] | |

At the moment the antarctic fauna does not seem quite as rich as the type *Lystrosaurus* fauna, but one must remember that explorations in the *Lystrosaurus* Zone of Africa have been carried on for a century, while work in Antarctica has occupied two necessarily very short field seasons. Paleontologically speaking, the fossil content of the Triassic in Antarctica has barely been sampled.

Keeping this in mind, it may be seen that the *Lystrosaurus* fauna appears well represented in Antarctica, and essentially similar to its expression in Africa, This means that Africa and Antarctica were sufficiently close during early Triassic time so that the same genera and probably frequently the same species occupied both regions. It means also that the ligation between the two regions was sufficiently broad so that the entire fauna was represented in both regions. In other words, there was not an isthmian link between Africa and Antarctica, because such a narrow connection would have exerted a filter effect, with some faunal elements conspicuously absent in one region that were present in the other. In short, Africa and Antarcticas eemingly formed one large, continuous land mass, across whieb roamed the animals belonging to a single fauna. The *Lystrosaurus* Zone of Africa and the Fremouw Formation of Antarctica are now the separated fragments of what was once a single faunal range.

## LYSTROSAURUS IN ASIA

*Lystrosaurus* and certain associated reptiles have been known for some time from the Lower Triassic Panchet Formation, as it is exposed in the Raniganj coalfield in peninsular India, about 200 kilometers northwest of Calcutta. Tbe Panchet Formation consists to a large degree of brown and red clays and shales, overlying the coal-bearing Raniganj beds. And although fossils of *Lystrosaurus* have been collected in the Panchet beds for almost a century, it has been particularly owing to the efforts of Indian geologists and paleontologists during the past decade or so that significant collections have been made. As a result of this work, *Lystrosaurus* is known to occur in the Panchet beds in considerable abundance, with the African species, *Lystrosaurus murrayi* quite evident. Two other species in India have been identified as being the same as forms found in Africa, while a fourtb new species has been named. It seems evident that *Lystrosaurus* in India is closely related to *Lystrosaurus* in Africa, and as in Africa occurs in almost overwhelming abundance, as compared with the remains of other tetrapods in the Panchet Formation.

The other tetrapods include labyrinthodont amphibians, a procolophonid and thecodonts of the genus *Chasmatosaurus*. So we see a reflection of the African *Lystrosaurus* fauna in India, but not so thoroughly represented as is the case with the *Lystrosaurus* fauna in Antarctica. Nevertheless, the well-attested presence of *Lystrosaurus* in India, and its close affinities to *Lystrosaurus* in Africa, together with some of tbe other tetrapods that characteristically occur in the *Lystrosaurus* fauna, is in accord with the geological evidence, which would include peninsular India as a part of Gondwanaland,

1. It has been maintained that these two genera are synonymous.

Source : MNHN, Paris

having long connections along the western border of the present peninsula with Africa (to the north of the African-Antarctic ligation) and perhaps along the eastern border with Antarctica and Australia.

If such a former position for peninsular India is postulated, it brings the localities for *Lystrosaurus* in India about as close to southern Africa as the Antarctic localities, in a reconstructed Gondwanaland. And it places *Lystrosaurus* (now occurring in three quite separate continents) within the confines of a single range of quite reasonable dimensions, as based upon our knowledge of the ranges of modern land-living tetrapods.

*Lystrosaurus* is known from three other regions in Asia; from Indo-China in the vicinity of Luang Prahang, where fragmentary materials have been found, in Shansi in central China, and far to the northwest, in Sinkiang. In China this genus is known from well-preserved and rather complete materials, where in Shansi it is associated with a procolophonid, and in Sinkiang with the thecodont, *Chasmatosaurus*. Several new species of *Lystrosaurus* have been named among the Chinese materials, but it is perhaps significant that *Lystrosaurus murrayi* also has been recognized. (The problem of speciation in *Lystrosaurus* is a vexing one that cannot be discussed at this place. Suffice it to say that far too many species have been described.)

So it is evident that representatives of the *Lystrosaurus* fauna reached far into eastern Asia. On present evidence it would seem that perhaps the fauna is not as fully represented in China as it is elsewhere, but a note of warning concerning negative evidence must be registered. Perhaps the accidents of preservation and of discovery are involved in our restricted view of the *Lystrosaurus* fauna in Asia.

However that may be, the presence of *Lystrosaurus* and some characteristic associated reptiles in China poses certain interesting questions. If China (and Indo-China) were contained within the eastern extremities of Laurasia, as is indicated in many current restorations of the Triassic world, then we must suppose that *Lystrosaurus* and some of its contemporaries made a long migratory trek during early Triassic time — up through Africa, into Laurasia at the frequently postulated connection between northern Africa and Spain, and thence east for many thousands of kilometers to northwestern and central China. Such would have been possible.

In this connection, however, it should be noted that quite recently several geologists and geophysicists have expanded the concept of Gondwanaland, to include a considerable portion of the region now placed in eastern Laurasia. Hurley with his associates have advocated the inclusion of most of China and Korea within Gondwanaland. (Hurley, P. M. et *al*, 1971, pp. 9-11; Hurley, P. M. 1971, abstract). And working quite independently, Ridd has correlatively proposed that Indo-China was included with the Gondwanaland continent. (Ridd, M. F. 1971, pp. 531-533.) At the present date these are very tentative proposals, but in the light of such suggestions made upon the basis of physical evidence, supplementing the presence of *Lystrosaurus* in China and Indo-China, it seems possible that these new ideas concerning the composition of Gondwanaland may have some validity. Certainly if China and Indo-China are included within Gondwanaland, more or less in the positions suggested by Hurley and his coworkers, and by Ridd, the localities where the *Lystrosaurus* fauna or portions of it have been found, are brought into a logical pattern of distribution.[1]

Up to this point nothing has been said about early Triassic tetrapods in South America and in Australia, which continents are important in the reconstruction of Gondwanaland. The *Lystrosaurus* fauna as yet has not been recognized in either of these continents, possibly the result of the accidents of preservation and discovery. However, in the Lower Triassic Blina shales of western Australia are labyrinthodont amphibians which would appear to be closely related to some of the amphibians found in the Fremouw Formation of Antarctica. It seems reasonable. But more study is necessary to determine this point.

As for South America, even though *Lystrosaurus* is at the present time unknown in this continent, one may suppose that it might be discovered at some future date. In the meantime we do know that there was a close connection between South America and Africa in early Triassic time, not only upon the basis of physical evidence, but also because of the presence in both regions of the *Cynognathus* fauna — a tetrapod assemblage to which we will now turn our attention.

1. Within the past few months (1974), A. R. Crawford has submitted geological evidence for including Tibet, the Tarim Basin and northern China in Gondwanaland.

Source : MNHN, Paris

## *THE CYNOGNATHUS FAUNA*

Mention has been made of the *Cynognathus* Zone in South Africa, the horizon that overlies the *Lystrosaurus* Zone, and that comprises the Upper Beaufort beds within the Karroo System. The name of this particular zone, is, of course, based upon the well-known reptile *Cynognathus*, so characteristic of this level of Karroo sediments. Lithologically, the *Cynognathus* Zone is composed of sandstones, interbedded with red and maroon-colored mudstones and shales. It forms a record of continental sedimentation as do the rocks of the underlying Middle and Lower Beaufort beds, and like the sediments of earlier age, the Upper Beaufort rocks contain an abundant tetrapod fauna in which the therapsid reptiles are dominant. The fossils of the *Cynognathus* Zone would seem to indicate, however, that this was perhaps a more "upland" region than was the case during Middle Beaufort time; there is not the evidence for such widely spread aquatic or marsh conditions as is offered by the remarkable abundance of the amphibious *Lystrosaurus* in the Middle Beaufort sediments.

However the *Cynognathus* Zone must represent a period of considerable lowland and swamp environment, because of the presence of a varied array of labyrinthodont amphibians, represented by at least eight genera. A number of large genera are present, such as *Capitosaurus*, and *Cyclotosaurus*. A distinctive dicynodont, *Kannemeyeria*, characterizes the *Cynognathus* fauna — this being a rather large reptile, standing perhaps three feet or more in height at the shoulder, and having a somewhat elongated dicynodont-type skull in which the occiput slants toward the rear, and in which the tusks are quite large.

The bulk of the *Cynognathus* Zone reptilian fauna is composed, however, of carnivorous theriodonts, of which about thirty genera have been described. *Cynognathus* itself is an advanced mammal-like reptile, rather wolf-like in its adaptations, a comparison that is heightened by the adaptations in the skull, including a strongly differentiated dentition marked by pointed incisor teeth, a large canine, and cusped cheek teeth. Evidently *Cynognathus* was capable of cutting its food into comparatively small chunks for quick digestion, a fact that would seem to point to a high degree of metabolism — perhaps even some degree of endothermy — in this reptile. This supposition is supported by the well-developed secondary palate and the strong reduction of ribs in the lumbar region, which may be some indication of a diaphragm. Perhaps *Cynognathus* was possessed of hair. Various other cynodonts in the *Cynognathus* fauna, such as *Bauria* and *Diademodon* were almost equally advanced. *Diademodon* had broad cheek teeth, so that one may suppose this reptile to have been rather "bear-like" in its eatings habits, enjoying a catholic diet of meat and vegetation as well.

There are some small procolophonids in the *Cynognathus* fauna, and in addition some small rhynchocephalians. Finally there are thecodonts, so characteristic of most Triassic reptilian assemblages; a large form, *Erythrosuchus*, and a small, active reptile, *Euparkeria*, which by virtue of its structure and adaptations may well represent an evolutionary stage generally ancestral to the dominant archosaurian reptiles of late Triassic, Jurassic and Cretaceous age.

In summary this fauna may be characterized as an overwhelmingly theriodont assemblage, with *Cynognathus* typical, accompanied by the large, specialized dicynodont, *Kannemeyeria*, by some small procolophonids, some varied thecodonts, and by a considerable array of labyrinthodont amphibians.

Within recent years an impressive series of Triassic sediments has been delineated in South America, particularly in western Argentina. Of particular interest in the present connection are the red sandstones of the Puesto Viejo Formation in the Province of Mendoza. These rocks contain cynodonts and dicynodonts that show close similarities to related reptiles in the *Cynognathus* Zone of Africa. (The Puesto Viejo may be slightly later than the *Cynognathus* zone; nevertheless the comparisons here being made are valid.) Thus, *Kannemeyeria* is unmistakably present in South America, and in addition a cynodont named *Pascualgnathus*, which may he equated with the broad-toothed cynodonts *Diademodon* and *Trirachodon* of South Africa. As Bonaparte, who described these South American reptiles has said: "*Pascualgnothus* is closer to African genera than to other cynodonts from South America or from other continents;... and provides new evidence of some type of vinculum between

Source : MNHN, Paris

Africa and South America not detected in the case of other tetrapods from the South American Triassic." (Bonaparte, 1966b, p. 3). It should be added that quite recently *Cynognathus* itself has been found in Argentina.

Thus certain elements of the *Cynognathus* which have been found in Argentina supply the evidence that was lacking (because of the absence of *Lystrosaurus* in South America) for the close relationship between this continent and Africa during early Triassic history. The reliance upon theoretical long migrations through the northern hemisphere and crossing from east to west by way of trans-Bering bridge is made all the more unreal, not only because of the close relationships between *Cynognathus* Zone type reptiles in Argentina and Africa, but also because the evidence of the *Lystrosaurus* fauna in Antarctica, now a completely isolated continent, indicating the former union of that land with Africa, has increased immeasurably the probabilities of similar ligations between other Gondwanaland continental elements. The relationships of the fossils fully corroborate the physical evidence for the elongated junction between South America and Africa.

Rather recent paleontological investigations in peninsular India, in the general area of the confluence of the Godavari and Pranbita rivers, in the state of Andra Pradesh, have revealed a tetrapod fauna in the Lower Triassic Yerrapalli Formation. The materials still await careful study, but preliminary examinations have shown that they consist of labyrinthodont amphibians of capitosaurid relationships, of a dicynodont showing kannemeyerid affinities, of theriodont reptiles and of thecodonts comparable to the genus *Erythrosuchus*. Here again, as in the case of the more ancient *Lystrosaurus* faunal elements in India, close relationships to South Africa are indicated.

A *Cynognathus* Zone type of fauna has come to light during the past few decades in Shansi, China — where, as we have seen, *Lystrosaurus* and some of its contemporaries have been found. The fossils occur in the Ehrmayin Series of Shansi, and to date have revealed a considerable assemblage of tetrapods that may be compared with South African equivalents as follows.

| *Cynognathus* Zone, Africa | Ehrmayin Series, Shansi, China |
|---|---|
| Amphibia | Amphibia |
| Various labyrinthodonts, including *Capitosaurus* | Capitosaurid |
| Reptilia | Reptilia |
| *Procolophonids* | *Neoprocolophon* |
| *Kannemeyeria* | *Sinokannemeyeria* |
| | *Parakannemeyeria* |
| | *Shansiodon* |
| Numerous theriodonts, including | |
| *Diademodon* | *Sinognathus* |
| | Diademodontids |
| *Trirachodon* | *Ordosiodon* |
| *Cynognathus* | |
| Thecodonts | *Chasmatosaurus* |
| | *Shansisuchus* |
| | *Fenhosuchus* Thecodonts |
| | *Wangisuchus* |

As can be seen, the genera described from China are different from those of the African *Cynognathus* Zone, but the relationships are there. *Sinokannemeyeria*, for example, is very close to *Kanne-*

Source : MNHN, Paris

*meyeria*, and the same holds true for the Chinese and African diademodontids. It should be added that there may be more than one horizon represented in China, which may account for *Chasmatosaurus* in the assemblage.

There are differences, it is true, but allowing for divergent opinions concerning the taxonomic differences or identities of fossils in the two regions, it seems evident that in essence tetrapods of *Cynognathus* Zone relationships are present in China, as was the case with the *Lystrosaurus* fauna. And so, once again African relationships extend outwardly into other continental areas that indicate the former inclusion of these regions in a cohesive Gondwanaland. Whether China was a part of Gondwanaland in early Triassic time is a question that has already been discussed.

## CONCLUSION

From the foregoing discussion it is plain that land-living amphibians and reptiles of early Triassic age are widely distributed through those continents which supposedly once formed the single supercontinent of Gondwanaland. The distribution of the *Lystrosaurus* fauna, or elements of it, in South Africa, Antarctica, peninsular India and possibly Australia points to the presence at one time of a single tetrapod fauna ranging over a wide habitat. *Lystrosaurus* and associated reptiles in China and in Indo-China lead to the supposition that these regions, too, may once have been a part of Gondwanaland — a suggestion that has independently been made on geological grounds. Similarly, the distribution of the *Cynognathus* fauna, or tetrapods related to those comprising the *Cynognothus* fauna, in Africa, South America, peninsular India and China parallels the distribution of the *Lystrosaurus* fauna. The occurrences of these several tetrapod assemblages are in accord with the theory of a former Gondwanaland that subsequently was fragmented, its remnants drifting apart to form the continents as we known them. In short, the distributions of tetrapods of early Triassic age are perhaps best explained by the theory of continental drift. These conclusions have been markedly strengthened during the past two years by the discovery of a well-documented *Lystrosaurus* fauna in Antarctica.

4 564 013 6



Source : MNHN, Paris

## BIBLIOGRAPHIE


Bonaparte, J. F., 1966a. — Una Nueva « Fauna » Triasica de Argentina (Therapsida : Cynodontia Dicynodoontia) Considaraciones Filogeneticas Y Paleobiogeograficas. Ameghiniana, Vol. 4, No. 8, pp. 243-296.

—— 1966b. — Chronological survey of the tetrapod bearing Triassic of Argentina. Breviora, Mus. Comp. Zool., No. 151, pp. 1-13.

—— 1967. — New vertebrate evidence for a southern transatlantic connexion during the lower or middle Triassic. Palaeont., Vol. 10, pt. 4, pp. 554-563.

Colbert, E. H., 1971. — Antarctic fosail vertebrates and Gondwanaland. Research in the Antarctic. Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 93, pp. 685-701.

—— 1971. — Tetrapods and continents. Quar. Rev. Biol., Vol. 46, pp. 250-269.

—— 1974. — *Lystrosaurus* from Aotarctica. Amer. Mus. Novitates, No. 2535, pp. 1-44.

—— and John W. Cosgriff, 1974. — Labyrinthodont amphibians from Antarctica. Amer. Mus. Novitates, No. 2552, pp. 1-30.

Crawford, A. R., 1974. — A greater Gondwanaland. Science, Vol. 184, pp. 1179-1181.

Elliot, David H., Edwin H. Colbert, William J. Breen, James A. Jensen and Jon S. Powell., 1970.—Triassic tetrapods from Antarctica : Evidence for continental drift. Science Vol. 169 No. 3951 pp. 1197-1201.

Haughton, S.H., 1969. — Geological history of southero Africa. Cape Town Geol. Soc. S. Afr. 535 pp., map.

—— and others. 1970. — Trans-Karroo excursion. Guidebook No. 3, 2nd Symposium on Gondwana Stratigraphy and Palaeontology, 114 pp.

Hurley, P. M., 1971. — Possible inclusion of Korea, Central and Western China, and India in Gondwanaland. (Abstract )Amer. Geophysical Union Meeting, Washington, 1971.

—— J. H. Lee, H. W. Fairbairn and W. H. Pinson, Jr., 1971. — Precambrian continental edges in Korea and Vietnam : Possible Gondwanaland connections. 19th Ann. Progress Rept. U. S. Atomic Energy Commission pp. 5-13.

Jain, S. L., P. L. Robinson and T. K., Crowdhury. 1964. — A new vertebrate fauna from the Triassic of the Deccan, India. Quart. Jour. Geol. Soc. London, Vol. 120, pp. 115-124, 3 figs.

Kitching, J. W.. 1968. — On the *Lystrosaurus* Zone and its fauna with special reference to some immature Lystrosauridae. Palaeontologia Africana, Vol. 11, pp. 61-76.

—— James W. Collinson, David H. Elliot and Edwin H. Colbert, 1972. — *Lystrosaurus* Zone (Triassic) fauna from Antarctica. Science, Vol. 175, No. 4021, pp. 524-526.

Romer, A. S., 1960. — Vertebrate-bearing continental Triassic strata in Mendoza Region, Argentina. Bull. Geol. Soc. Amer., Vol. 71, pp. 1279-1294.

—— 1971. — The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. IX.The Chanares Formation. Breviora, No. 377, pp. 1-8.

Tripathi, C. and P.P. Satsangi., 1963. — *Lystrosaurus* fauna of the Panchet Series of the Raniganj Coalfield. Palaeontologia Indica, N. S., Vol. 37, pp. 1-65, pls. 1-13.

Young, C. C., 1935. — On two skeletons of Dicynodontia from Sinkiang. Bull. Geol. Soc. China, Vol.14, No. 4, pp. 483-517, pls. 1-7.

—— 1937. — New vertebrate horizons in China. Bull. Geol. Soc. China, Vol. 17, Nos. 2-4, pp. 269-288.

—— 1946. — The Triassic vertebrate remains of China. Amer. Mus. Novitates, No. 1324, pp. 1-14, figs. 1-2.

—— 1957. — *Neoprocolophon asiaticus*, a new cotylosaurian reptile in China. Vertebrata Palasiatica, Vol. 1, No. 1, pp. 1-7.

—— 1957. — The significance of the Lower Triassic reptilian fauna from Wuhsiang of Shansi. Science Record, Vol. 1, No. 4, pp. 265-270.

—— 1961. — On a new cynodont from North-West Shansi. Vertebrata Palasiatica, Vol. 6, No.2, pp. 111-113.


Source : MNHN, Paris

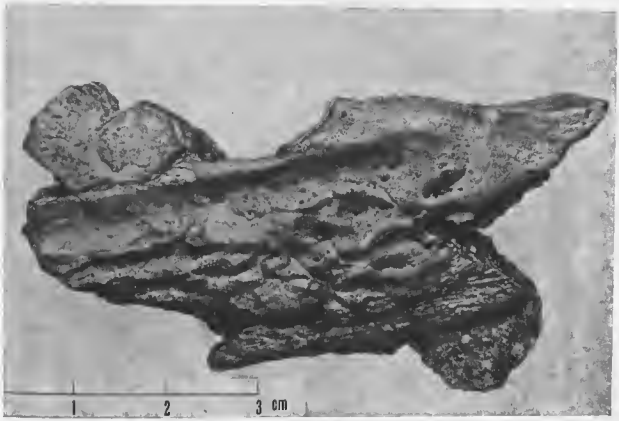



FIG. 1. — External lateral view of a left mandibular ramus fragment from a labyrinthodont amphibian, Amer. Mus. Nat. Hist., No. 9301 ; found in the Fremouw Formation, at Graphite Peak, Transantarctic Mountains, Antarctica. This was the first Triassic tetrapod found in Antarctica, and as such is an historic specimen. It was discovered by Peter J. Barrett, now of Victoria University, Wellington, New Zealand, in December, 1967. Since then two field trips to the Fremouw Formation have collected several hundred specimens of amphibians and reptiles.

Source : MNHN, Paris

FIG. 2. — Map of Antarctica, showing the localities at Coalsack Bluff and McGregor Glacier, in the Transantarctic Mountains, where Lower Triassic amphibians and reptiles were collected in the Fremouw Formation.

Source : MNHN, Paris

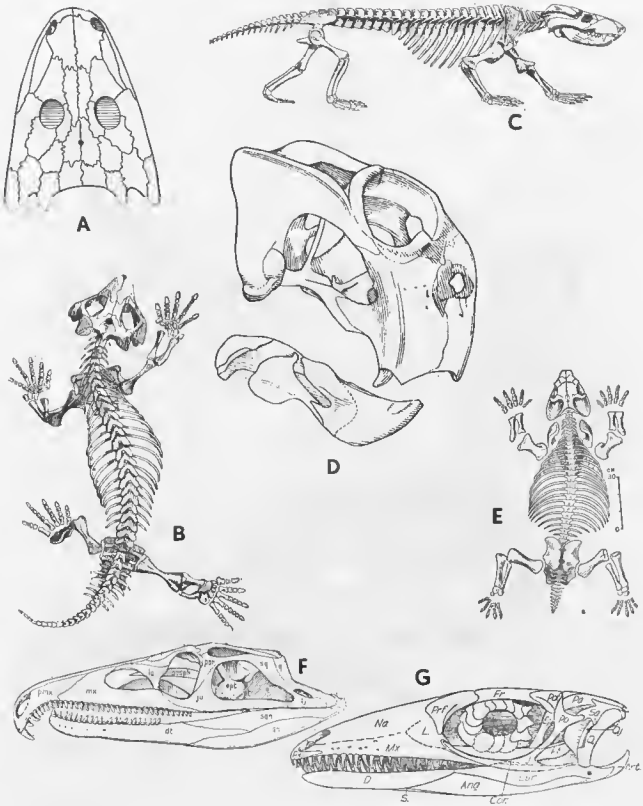



FIG. 3. — Characteristic constituents of the Lower Triassic *Lystrosaurus* Fauna of South Africa. A. *Lydekkerina*, a labyrinthodont amphibian, from Romer; B. *Procolophon*, a cotylosaurian reptile, from Watson; C. *Thrinaxodon*, a cynodont reptile, from Brink; D. and E. *Lystrosaurus*, a dicynodont reptile, D. adapted from Crompton, E. from Broom; F. *Chasmatosaurus* (or *Proterosuchus*), a thecodont reptile, from Broili and Schroeder; G. *Prolacerta*, an eosuchian reptile, from Camp. *Lystrosaurus* and *Chasmatosaurus* are found in peninsular India and China. *Lystrosaurus*, *Thrinaxodon*, *Procolophon*, an eosuchian related to *Prolacerta*, and *Cryobatrachus*, a small labyrinthodont similar to *Lydekkerina*, have been found in Antarctica.

Source : MNHN, Paris

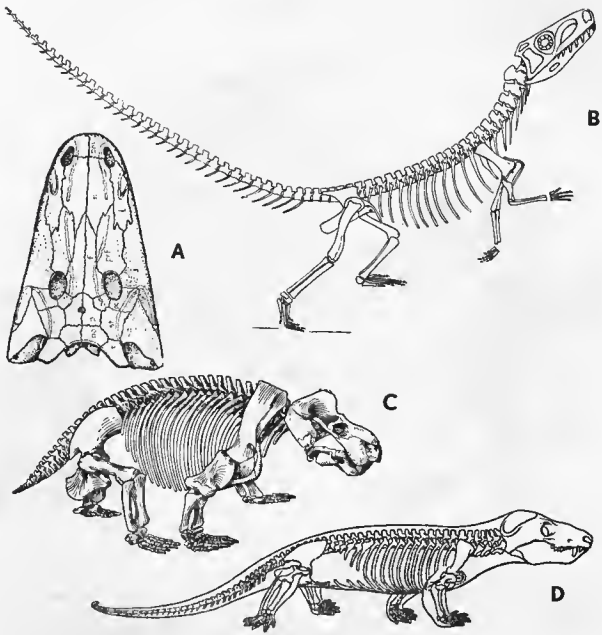



FIG. 4. — Characteristic constituents of the Lower Triassic *Cynognathus* Fauna of South Africa. A. *Capitosaurus*, from Case; B. *Euparkeria*, from Ewer; C. *Kannemeyeria*, from Pearson; D. *Cynognathus*, from Gregory. *Cynognathus* and *Kannemeyeria* have been found in Argentina, and closely related forms in Asia.

Source : MNHN, Paris

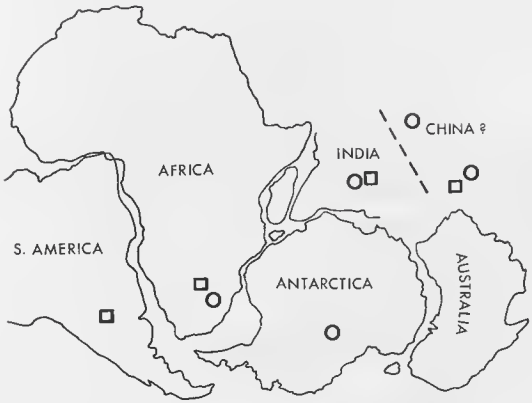



FIG. 5. — A reconstruction of Gondwanaland, showing the occurrences of the Lower Triassic *Lystrosaurus* Fauna (circles), and *Cynognathus* Fauna (squares).

Source : MNHN, Paris

# MARSUPIAL BIOGEOGRAPHY IN RELATION TO CONTINENTAL DRIFT

P. G. Martin

The University of Adelaide, South Australia

## CONTENTS

Summary.

1. Introduction
2. Present distribution of marsupials
3. The consideration of other mammals
4. The fossil record
   (a) Summary of the information
   (b) Attitudes towards interpreting the fossil record
   (c) An interim interpretation of the fossil record
5. "Chemical palaeogenetics"
6. Distribution patterns among other organisms
   (a) Introduction
   (b) The south-temperate distribution pattern
   (c) The tropical amphi-transpacific distribution pattern
7. Assessment of hypotheses about marsupial biogeography
   (a) Northern dispersal
   (b) Southern dispersal
   (c) Trans-pacific dispersal
8. Postscript — new geophysical evidence

**Summary.** — 1. Marsupials occur in America and Australia-New Guinea and, with one exception, their fossils have only been found in these continents. The earliest fossils occur in western North America and they are thought to have spread from there in the late Cretaceous to both western Europe and South America. Their earliest occurrence in Australia is Oligocene. Absences from the fossil records are taken into consideration and hypotheses which discount these absences are rejected until they are shown by new discovery to be feasible.

2. Northern dispersal from North America via Asia to Australia-New Guinea is rejected because Australia moved at least 15° north in the mid-Tertiary. By the time contact with Asia occurred, placentals were well-established there; the exclusion of placentals from Australia, together with absence of marsupials from Asia and Indonesia, rule out northern dispersal.

3. Southern dispersal from South America via Antarctica to Australia is possible but presents the following difficulties:

(i) *Geophysical.* The reconstructions of McKenzie and Sclater (1971), which reveal a landbridge from 75 to 45 m.y.b.p., require further study in the light of evidence
(a) that Antarctica is composed of at least three tectonic units with separate Mesozoic histories
(b) that West Antarctica is an archipelago

Source : MNHN, Paris

(c) that the reconstructions lead to the conclusion that *either* South America and Africa moved about 14° south from 75 to 45 m.y.b.p. and then about 14° north from 45 m. y.b.p. to now, *or* an Australian Eocene flora which has sub-tropical characteristics originated inside the Antarctic circle.

(ii) *Biogeographical.* These include :

(a) The difficulty of explaining the exclusion from South America of Australian marsupials, which had evolved to sub-family level by 50 m.y.b.p., and of the great flora of Western Australia.

(b) The difficulty of explaining the exclusion from Australia of placentals, always present at the same time as marsupials in the South American fossil record.

(c) It is necessary to have a different hypothesis to explain the presence of monotremes in Australia.

(d) The " South Temperate biota " has been discussed and it is concluded that P. J. Darlington (1965) made a useful generalisation about it, viz. that most plants and invertebrate groups shared by south-east Australia and southern South America are present in New Zealand. It is concluded that marsupials do not belong to this biota as would be expected if there had been an Antarctic landbridge. It is also concluded that this biota originated in an isolated continent, comprising at least the New Zealand platform and Marie Byrd Land, which was divided at 80 m.y.b.p.

4. The difficulties associated with the northern and southern dispersal routes encourage the consideration of trans-Pacific dispersal by division and drift of a Mesozoic mid-Pacific continent. This is compatible with what we know of the tectonic histories of the north and east Pacific and our present ignorance of the tectonic history of the western Pacific means that the hypothesis cannot be excluded. The " Pacifica " hypothesis would explain many plant distributions, both living and fossil. The possibility that it might account for marsupial and monotreme distribution cannot be excluded.

Source : MNHN, Paris

## INTRODUCTION

In the last three years there have been several attempts to relate the biogeography of marsupials to plate tectonics but consensus seems to be limited to agreeing that the first topic is a real problem and its solution must somehow be sought in the second. Part of the diversity of opinion derives from the variety of geophysical reconstructions to which biogeographers can pin their ideas. However, there has also been important diversity of attitudes towards four biological topics, viz., the consideration given to mammals other than marsupials, the interpretation of the fossil record, chemical palaeogenetics, and the consideration given to similar distribution patterns among other organisms. Each of these four topics can throw light on the general problem and each will be discussed, but first the present distribution will be outlined.

## 2. — PRESENT DISTRIBUTION OF MARSUPIALS

Within America there are two major groups of marsupials, the didelphoids and caenolestoids, while in Australia — New Guinea there are three, the dasyuroids, perameloids and phalangeroids. The status of these groups will not be discussed now ; most accept the rank of super-family given by Simpson (1945). Most agree on the separateness of three of these groups but Brundin (1966), for example, disputes the separation at this level of the Australian dasyuroids and American didelphoids.

The caenolestoids are most abundant in the high Andes of north-western South America and probably occur in similar ecosystems at decreasing altitudes down to 43°S in Chile. The didelphoids are also most diverse in the north-west of South America but extend over all the continent except the southernmost 1500 km. They are well represented in Central America and *Didelphis* itself extends north into Canada.

All three Australian groups are widespread through the mainland, Tasmania and New Guinea. It is not always appreciated that the representation in New Guinea is very strong (Laurie and Hill, 1954). It is true that four of the ten extant Australian families are not found in New Guinea but all four are very small families (three are monospecific), specialised feeders, and the more extreme products of the well-known adaptive radiation into the many ecological niches of Australia. The six larger families are well represented in both islands and at least one of them (Peramelidae) attains its maximum diversity in New Guinea (Tate, 1948).

A few representatives have spread to islands near New Guinea but Keast (1968) convincingly suggests that man has been responsible. Apart from this, marsupials do not occur in neighbouring Indonesia or Melanesia, in New Zealand, or in any part of Africa or Eurasia.

## 3. — THE CONSIDERATION OF OTHER MAMMALS

The importance of considering other mammals when discussing marsupial biogeography derives from two ideas. The first is that important evolutionary events may have coincided with geographical separation and, therefore, the biogeography of related groups of similar rank must be taken into account. Hoffstetter (1970, 1972) suggested that the divergence of marsupials and placentals was associated

Source : MNHN, Paris

with an initial separation of Pangaea into America — Antarctica — Australia (marsupials) and Eurasia — Africa (placentals). Fooden (1972) also accepted the concept of Pangaea but suggested that the successive isolation by continental drift of Australia — New Guinea (180 m.y.b.p.) and South America (135 m.y.b.p.) left these continents with, respectively, prototherians plus marsupials and marsupials plus placentals. (The dates quoted are Fooden's).

Fooden's hypothesis will be criticised in a later section but, nevertheless, I believe he is right in considering prototherians at the same time as marsupials. Both groups survive in Australia — New Guinea and it seems probable that the same set of circumstances accounts for the presence of both ; at least, a single hypothesis which can account simultaneously for both is preferable to separate hypotheses for the two groups.

The three living genera of prototherians, all highly specialised feeders, are confined to Australia — New Guinea. The common echidna *(Tachyglossus)* is versatile and ranges over most of Australia as well as Tasmania and New Guinea. The other two genera are confined to the east, the platypus *(Ornithorhyncus)* not extending into New Guinea and *Zaglossus* only surviving in New Guinea (though there are late Tertiary fossils in Queensland). The fossil record of these monotremes is confined to the late Tertiary and adds nothing of biogeographical significance to what has already been said.

Until recently, the simultaneous consideration of monotremes placed no restrictions on hypotheses which accounted for marsupial biogeography ; having no significant fossil record and no living relatives outside Australia — New Guinea, any hypothesis which could account for the presence of marsupials could account for monotremes too. (However, it did weaken hypotheses which relied on low probability events, such as sweepstake dispersal). It now seems possible that this situation should be modified in the light of recent opinions (Kermack 1967, Hopson 1970) that other extinct primitive mammals should be grouped with the monotremes in the Prototheria. In particular, Kielan-Jawarowska (1970) and Kermack and Kielan-Jawarowska (1971) have given evidence that the monotremes are quite closely related to the extinct multituberculates. Thus it seems possible that the monotremes may now be removed from the old relict groups which have no close relatives (mentioned by Brundin in this symposium). If the multituberculates are indeed their sister group, then it is noteworthy that in Laurasia the multituberculates have a good fossil record but they have never been detected in a fragment of Gondwanaland (table 1). This suggests that the monotremes are derived from a Laurasian group and have never had the opportunity to spread far from where they are now found.

The second way in which the consideration of other mammalian groups is important derives from the idea that if geographical conditions had allowed the dispersal of one group, they should, in general, have allowed the dispersal of co-existing members of another group. Thus any hypothesis which allows the introduction of marsupials to Australia in the Tertiary from Asia or South America must account for the exclusion of the placentals which undoubtedly existed in these continents.

The most powerful hypothesis put forward in favour of marsupial dispersal from South America to Australia via Antarctica, that of Jardine and McKenzie (1972), can be seen to suffer in two respects, unless it is to fall back on low-probability events. First it is necessary to postulate that marsupials existed in SouthAmerica before placentals although there is no evidence for this. Second, it is necessary to have one hypothesis for marsupials and another for prototherians because there is no record of prototherians (e.g. multituberculates) ever having existed in South America. This discussion leads naturally into the next section.

## 4. — THE FOSSIL RECORD

a) *Summary of the information.*

The essential information about the distribution of fossils is given in Table 1. It should be noted that there is no record of marsupials from Asia, and Clemens (1968, 1970) has suggested that the sample of one late Cretaceous mammalian fauna from Mongolia is large enough to indicate that marsupials were not present. Nor are marsupials, either fossil or living, known from anywhere not included in the table.

Source : MNHN, Paris

TABLE 1. — Summary of distributions of fossils of multituberculates, monotremes, marsupials and placentals.

| | Australia | South America | North America | Western Europe | Asia | Africa |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Prototheria* Multituberculates | — | — | Cretaceous<br>Palaeocene<br>Eocene | Cretaceous<br>Palaeocene | Cretaceous<br>Palaeocene<br>Eocene | — |
| Monotremes | Pleistocene<br>\|<br>Living | — | — | — | — | — |
| *Marsupials* | Oligocene<br>\|<br>Living | Late Cretaceous<br>\| (Peru)<br>Living | Late Cretaceous<br>\|<br>Early Miocene<br>[Extinct Period]<br>Pliocene<br>\|<br>Living | Eocene<br>Early Miocene | — | — |
| *Placentals* (Excluding bats, seals etc.) | Late Tertiary<br>\|<br>Living | Late Cretaceous<br>\| (Peru)<br>Living | Late Cretaceous<br>\|<br>Living | Palaeocene<br>\|<br>Living | Late Cretaceous<br>\|<br>Living | Oligocene<br>\|<br>Living |

Early and mid Cretaceous fossils of doubtful taxonomy have been omitted e.g. Holoclemensia (? marsupial), Pappotherium, Aegialodon, Endotherium (? placentals). It is not apparent that resolution of any of these doubts is crucial to the arguments presented in this paper.

Source : MNHN, Paris

Prototherian fossils, though not of multituberculates or monotremes, are known from the Jurassic (Cooke 1968) and Triassic (Crompton 1964) of Africa. With the exception of fossils from the upper Cretaceous of Peru (table 1) these are the only reliable Mesozoic mammalian fossils known from a remnant of Gondwanaland. [There are possible fossil mammalian footprints in South America (Casamiguela 1961). The report of Cretaceous mammalian fleas from Australia (Riek 1970) has been discounted by an eminent siphonapterologist (Smit 1972) and cannot be taken as serious evidence for the presence of mammals until properly substantiated].

b) *Interpreting the fossil record.*

Recent writers on marsupial biogeography appear to have widely divergent attitudes towards interpreting absences from the fossil record. Representing one extreme is Fooden (1972) whose hypothesis requires the presence of prototherians and marsupials in Australia from 180 m.y.b.p. although the earliest known fossils are about 30 m.y.b.p. He also requires prototherians and marsupials in South America since 135 m.y.b.p. although fossils of the former have never been found and the oldest marsupial fossils (Sige 1968) are late Cretaceous (the Cretaceous ended 65 m.y.b.p.). A similar attitude is displayed by Cox (1970) who would require the presence of marsupials in Australia from about 106 m.y.b.p. (Jardine and McKenzie 1972) and in Africa, where they have never been found, at about that time.

At the other extreme of interpretation are Jardine and McKenzie (1972) whose hypothesis takes close note of the absences of marsupials from the fossil record. Whereas the hypothesis of Fooden (1972) could be greatly strengthened by new discoveries, it could not be disproved by non-discovery. In most branches of science, a quantitative assessment of probability (P) would be made. In the absence of objective methods for doing this, individuals must assess subjectively and, while there will probably be agreement that the absence of marsupial fossils from a region like Antarctica cannot be regarded as significant, judgments will vary for inhabited and accessible lands. My own preference is for hypotheses which, like that of Jardine and McKenzie (1972), take account of absences from the fossil record and do least violence to them. For this reason, I reject the hypotheses of Fooden (1972) and of Cox (1970) but recognise that there is a subjective judgment involved.

c) *An interim interpretation of the fossil record.*

It follows from the last section that I favour the hypothesis that marsupials came to Australia from elsewhere, arriving no later than the Oligocene (about 30 m.y.b.p.). Other aspects of their evolution are, I believe, relatively non-controversial in comparison with the manner of their arrival in Australia. It is appropriate to discuss these less controversial aspects now as they do not depend on lines of evidence which have yet to be considered.

Clemens (1970, 1971), reviewing evidence from the fossil record, favoured the hypothesis that divergence of marsupial and placental lineages was an early Cretaceous event and that it probably coincided with geographical separation. Early diversification of placentals took place in what is now Eurasia and of marsupials in what is now North America. The fossil record of early marsupial evolution is confined to what is now the eastern margin of the Rocky Mountains but what was, in the late Cretaceous, the western shore of a sea connecting the present Gulf of Mexico and Arctic Ocean (Clemens 1970). In both western North America and Eurasia the earliest definite records, of marsupial and placentals respectively, are dated about 80 to 90 m.y.b.p. and multituberculates were present with both. While marsupials probably never appeared in Asia, placentals appeared in North America, though when is controversial. Clemens (1970) believed that " the first occurrence of placentals in North America might be pre-Campanian (i.e. before 76 m.y.b.p.), but that late Cretaceous North American placentals were an immigrant stock remains probable. " Subsequent to the arrival of comparatively advanced placentals in the Maestricbtian (72 to 65 m.y.b.p.), the marsupials declined (Lillegraven 1969) and eventually became extinct. Before they did so, however, the didelphid *Peratherium* spread through eastern North America and the appearance of this genus in western Europe in the Eocene is thought to have followed migration from North America (Clemens 1970). Studies of sea-floor

Source : MNHN, Paris

spreading (Avery et al. 1968, Phillips and Forsyth 1972) would allow interchange of faunas between Europe and North America vie Greenland until 65 m.y.b.p. when spreading along the Reykjanes ridge commenced. A land connection between Greenland and Britain was still present in the Eocene (Vogt 1972). Didelphoids became extinct in North America and Europe by the early Miocene. Different species of didelphoids from South America re-invaded North America when the present land connection was established in the upper Pliocene (Haffer 1970).

Until recently, marsupials had been known from South America only since the lower Palaeocene (Patterson and Pascual 1968) when didelphoids and caenolestoids were present together with five orders of placentals. Since four of these seven orders (Edentata, Condylarthra, Notoungulata and didelphoids) are known from the late Cretaceous of North America, they are presumed to have migrated from there. In 1967, Grambast et al. described from the Peruvian Andes the teeth of a condylarth, *Perutherium* (not to be confused with the didelphoid *Peratherium*) which, on the basis of contemporary spores of characean algae, they identified as upper Cretaceous. This age was later supported by reports of the presence of the egg-shells of dinosaurs and, in addition, the teeth of several species of didelphoid marsupials were detected (Sige 1968, 1971). Thus, although the entry of marsupials into South America has been put back to the upper Cretaceous, they are still accompanied by placentals.

It is usually assumed that the invasion of South America by mammals originated from North America. Recent reconstructions (Dietz and Holden 1970, Coney 1971, see also Haffer 1970) show a gap of about 2 000 km. between the south end of western North America and the north-west corner of South America at the end of the Cretaceous. How this was traversed by mammals is not clear. Eastward spreading of the Farallon plate from the predecessor of the East Pacific rise (Herron 1972) may have bridged the gap with an island arc (Moores 1970, Coney 1971) which is now represented by the Antilles and Venezuelan coast range.

It should be noted that important groups of mammals did not enter South America with the marsupials, edentates, condylarths and notoungulates. These include insectivores (s.l.), creodonts, carnivores, pro-simians and, of particular interest, multituberculates. For the placentals, this may possibly be explained by the timing of the two events, i.e. the presence of the bridge on the one hand and, on the other, the evolution or arrival in North America of different groups. The origin of the caenolestoids is unknown ; they were present in the earliest Palaeocene deposits of South America, radiated to attain considerable prominence and subsequently declined to their present obscurity. The third major group of American marsupials, the borhyaenoids, originated in South America and became extinct in the Miocene.

Although the above may contain some controversial points, it is believed that in broad outline it will be acceptable at present to many students. If it is accepted, then the main problem strips down to explaining the distribution of marsupials between the Americas (upper Cretaceous) and Australia-New Guinea (no later then the Oligocene). Having said this, the two remaining topics mentioned in the introduction can be discussed.

## 5. — "CHEMICAL PALAEOGENETICS"

This was the name given by Zuckerkandl (1965) to the study of evolution using the amino acid sequences of proteins. It is unfair to imply, as I did in the introduction, that there is diversity of attitudes to this topic because, in fact, it has not been discussed in relation to marsupial biogeography, the relevant data having been available only to the most recent authors. "Chemical palaeogenetics" allows the development of a phylogeny independent of classical methods and estimation of dates of divergence of taxa which, while not independent of the fossil record as a whole (e.g. of the mammals) can be independent of the fossil record of a particular group (e.g. of marsupials). Air, Thompson, et al (1971) have estimated the date of marsupial-placental divergence at 130 m.y.b.p. from the following data :

Source : MNHN, Paris

| *Protein* | *Million years since divergence* | 95 % *confidence limits* |
|---|---|---|
| Myoglobin | 111 | 85-136 |
| Haemoglobin α | 139 | 123-154 |
| Haemoglobin β | 137 | 104-170 |

This date agrees well with the conclusion of Clemens (1970), mentioned in the previous section, that divergence was an early Cretaceous event.

The only other available date is that of Thompson and Air (1971) for the divergence of two subfamilies of kangaroos (the Macropodinae and Potoroinae) at 50 m.y.b.p. (with 95 % confidence limits 41-57 m.y.b.p.). The Australian marsupials are a relatively homogeneous group (Kirsch 1968) approximately equivalent to the didelphoids or caenolestoids as judged by serological techniques (Hayman et al, 1971). Before 50 m.y.b.p., the Australian marsupials must have separated from the American, the superfamily Phalangeroidea must have differentiated from the other two Australian superfamilies and the family Macropodidae must have differentiated from the remaining phalangeroid families.

Jardine and McKenzie have postulated a southern land-bridge from South America to Australia between 75 and 45 m.y.b.p. In view of the above observations it seems reasonable to suppose that this land bridge could only have been open in the early part of the period postulated, otherwise South America and Australia should share marsupial groups down to the sub-family level. The date also suggests either that there were marsupials in Australia before the time of the earliest fossils (about 30m.y. b.p.) or that marsupials evolved to sub-family level before they invaded the majority of what is now Australia — New Guinea.

## 6. — DISTRIBUTION PATTERNS AMONG OTHER ORGANISMS

a) *Introduction.*

The interchange of ideas between biogeography and plate tectonics should be two-way, though perhaps not equal. At present there is a desire to interpret biogeographical distributions in terms of the " hard facts " of geophysics. However, as one goes back in geological time, geophysical " facts " become softer until they are comparable with those of biogeography. I believe this to be the case now for the Mesozoic in the Pacific area. If geophysicists are to be induced to take as much notice of biogeography as biogeographers do of plate tectonics, they must be presented with distribution patterns, not explicable by modern dispersal and applying to a reasonably large and diverse range of organisms. This seeking after patterns is also, of course, beneficial to the biologist, because if a particular group (e.g. the marsupials) has a distribution pattern like many other organisms, one is more confident of its significance in terms of plate tectonics. The question then is, into what pattern, if any, do marsupials fit ?

TABLE 2. — *Amphi-Transpacific disjunct genera and higher taxa of angiosperms — from van Steenis (1962)*

| | *Number* |
|---|---|
| North warm-temperate and sub-tropical | 115 |
| Tropical | 80 |
| South sub-tropical and warm-temperate | 23 |
| South Temperate | 62 |

1. There are many north temperate and arctic cases but these are of no biogeographical significance in the present context.

2. " Temperate " includes not only lowlands at 45°-60° latitude but also altitudes of 2400-4000 metres in the equatorial zone ; thus a tropical distribution is not to be explained by a simultaneous altitudinal and northerly migration of a south temperate genus (e.g. up the Andes).

Source : MNHN, Paris

Clearly, the present distribution pattern of marsupials is amphi-transpacific in the terminology of van Steenis (1962) who recorded the number of cases of disjunct genera and higher taxa of angiosperms. His data are reproduced in Table 2. The two patterns most relevant to marsupials are tha south temperate and tropical ; each of these will be discussed and attempts made to fit marsupials into them.

h) *The South Temperate distribution pattern.*

This is, of course, the subject of one of the earliest and most durable generalisations of biogeography. In 1853, Sir Joseph Hooker listed 228 angiosperm species in a " Comparative table of plants which may be considered as representing one another (more or less remarkably) in two or all three south temperate land masses ", i.e. New Zealand, Australia and South America. Ha believed that he had discovered a botanical relationship " which is not be accounted for by any theory of transport or variation but which is agreeable to the hypothesis of all being members ol a once more extensive flora, which has been broken up by geological and climatic causes. " This conclusion has survived the immense literature it has invoked and has beea extended to organisms other than angiosperms.

The evidence, including that lor animals, was summarised by Darlington (1965) who has himself made an important generalisation. Thus (p. 107) " Most of the peculiar southern cold-temperate groups of plants and iuvertebrates that are common to southern South America and southern Australia — Tasmania occur in New Zealand too ". This appears to be true ol the different groups of beetles which Darlington investigated himself. It is also true of the liverworts discussed by Schuster (1969) (whose remarks about the poor dispersal characteristics ol these organisms should be noted). Among the Diptera, the generalisstion holds quite well for at least two lamilies ; in the Mycetophilidae, out of 22 genera shared by southern South America and southeastern Australia, 15 are also lound in New Zealand (Freeman 1951) ; in the Tipulidae the corresponding figures are 7 out of 11 ganera (Alexander 1929). Among the chironomid midges studied by Brundin (1966) (which will be discussed again later) the generalisation holds for three large genera hut there are five small genera (3 to 7 species each) not found in New Zealand.

This last example is tha chief exception to the generalisation ol which I am aware and it is possible that the explanation may be found in the following. Good (1964 appendix B) lists 28 genera (or sistar-pairs of genera) of angiosperms of which 7 are not found in New Zealand. Scrutiny shows that one of these *(Lomatia)* occurs in New Caledonia and two (*Eucryphia* and *Gevuina*) have sister-genera there (van Steanis and Balgooy 1966). New Caledonia is probably a northern outpost ol the same landmass that ineludes New Zealand (Fleming 1969). Thus Good's list of exceptions can be whittled down to even more insignificant proportions if Naw Zealand is extended to include New Caledonia. Perhaps some of Brundin's fiva exceptional genera (four ol which have members at low latitudes such as Peru or Queensland) might be similarly eliminated. I am unaware of any studies of the chironomids of New Caledonia.

While acknowledging that further assessment is desirable, at this stage I believe Darlington's generalisation is a useful one. *Most* groups of plants and invertebrates shared by southern South America and south-east Australia *are* lound in Naw Zealand. This probably has a hasis in different land connections in the past. The relevant question is whether the explanation for the exceptions, which some might hold to include marsupials, must ba sought in different land connections, or in extinction from New Zealand. It is my present belief that many of the exceptions to Darlington's generalisation might be accounted lor by " chance " extinction during tha last 80 m.y. Particular plant and invertebrate genera are likely to have escaped notice in tha fossil record.

Differential extinction may also account lor the situation found by Brundin (1966) in his thorough taxonomic studies of chironomid midges. These strongly suggest that, unlike New Zealand's, Australia's chironomids are highly specialised (apomorphic) relatives ol more generalised (plesiomorphie) types found in South America. They includa the five small genera already mantioned as being absent from New Zealand. While a simple explanation of this is that Australia's chironomids have been derived by migration from South America, it is not the only one. Both may have been derived

Source : MNHN, Paris

from a common area (the southern part of " South Pacifica " — see later) but conditions favouring extinction of chironomids may have been more prevalent in Australia so that only highly specialised types have survived there. Such conditions might well have occurred during the Cenozoic northerly drift of Australia.

It seems unlikely that extinction can account for the absence of marsupials from New Zealand, or non-discovery for their absence from the fossil record. This has been discussed by Flemming(1962)as follows : " ... it is difficult to suppose that mammals, once established, would have subsequently succumbed in a country that supported flightless rails and ratites until the dawn of the human period. Had dinosaurs (or early mammals) reached New Zealand by a land connection at the time *Nothofagus* came here, we would expect them to have survived as relics or to have radiated adaptively to fill some of the many empty niches in primitive New Zealand ".

To this must be added the fact that marsupials are only doubtful members of the south temperate fauna of South America; they do not occur in the southernmost 1500 km. of the continent. In summary, I believe that the weight of evidence is against marsupials belonging to the south temperate distribution pattern. The possibility cannot be excluded but there is sufficient reason to examine other distribution patterns.

c) *The tropical amphi-transpacific distribution pattern.*

Another quotation from Darlington (1965, p. 38) is : " South America and Australia do share some notable groups of vertebrates, including marsupials, leptodactylid and hylid frogs and chelyid turtles, but these are all mainly tropical or warm temperate animals. Most of them do not show special relationships between the southern cold-temperate forms on different continents ". If this opinion is correct, it focuses attention on the tropical amphi-transpacific distribution pattern.

The strongest support for the reality of such a pattern comes from the angiosperms and particularly from van Steenis (1962) who, as already noted (table 2), recorded 80 disjunct groups (of varying taxonomic ranks) confined to the tropics on both sides of the Pacific. In the same table he also recorded 81 similar tropical amphi-transatlantic groups, suggesting that the tropical floral connections across the two oceans are approximately equally strong. The figures given by Axelrod (1970) suggest that the transpacific link is weaker than the transatlantic ; at the family level his ratio was 8 to 12 while at the generic level it was 37 to 91. That about a quarter of the groups should be removed from the list of 80 recorded by van Steenis is indicated by a preliminary analysis of the data given by van Balgooy (1971) which suggests that about 20 groups are either not truly amphi-transpacific, or not truly tropical, or so widely spread in Pacific islands that their biogeographical significance must be doubted. Van Balgooy's survey was strictly confined to genera (not other taxonomic groups) ascertained by their presence in Pacific islands (not the adjoining continents) and thus offers no informations about many of van Steenis ' examples and is only capable of adding new examples at the generic level ; about 7 genera are in fact added. The overall impression from the three authors (van Steenis 1962, Axelrod 1970, van Balgooy 1971) is that, while not as strong as the transatlantic connection, the transpacific one is still strong. If we regard the former as a reflection of continental drift, we should take seriously the possibility that the tropical amphi-transpacific pattern might be explained similarly. That it is not due to over-land migration was concluded by Axelrod (1970) who reviewed the subject and stated, " The idea that taxa now common to the Old and New World tropical regions migrated from one area to the other via the North Atlantic and Beringia during Paleogene times finds no support from paleobotanic or paleoclimatic evidence, and is also inconsistent with their adaptive and evolutionary relations. "

Can marsupials be related to such a pattern ? If Darlington's opinion that they are of tropical origin is correct, they may be. However, the present distributions of tropical transpacific plant groups on the western side of the Pacific ocean often include areas where marsupials do not occur, such as Indonesia, China and even Japan (see also Mackawa 1965). The majority of amphi-transpacific plant distributions include New Guinea and/or Queensland and it is conceivable that some tropical plants, but not marsupials, may have been able to migrate from these areas. Thus the idea that the angiosperm and marsupial distributions are connected need not be dismissed although the connection is rather loose and needs more detailed investigation.



Source : MNHN, Paris

## 7. — ASSESSMENT OF HYPOTHESES ABOUT MARSUPIAL BIOGEOGRAPHY

With the above ideas in mind we can now discuss the three main hypotheses about marsupial biogeography.

a) *Northern dispersal.*

Dispersal from North America to Australia via Asia can be dismissed briefly. Australia and East Antarctica separated in the Eocene (Le Pichon 1968, Sproll and Dietz 1969). The date favoured by Jardine and McKenzie (1972) is 43 m.y.b.p. although palaeontologiste record the first marine incursion south of Australia at about 48 m.y.b.p. (Mc Gowran 1971). Since then Australia has moved north by between 30° and 15° of latitude depending on whether or not the ridge also migrated. This appears to rule out any contact with Asia before the Oligocene. If, despite their absence from Indonesia or Asia both now and in the fossil record, marsupials had entered from the north when Australia eventually collided, it is most unlikely that they would not have been accompanied by placentals which were undoubtedly well-established in Asia by that time. I have expreesed this opinion before (Martin 1970) and see no reason to change it. Cox (1970) has also argued convincingly against the hypotheeis.

b) *Southern dispersal.*

Dispersal of marsupials to Australia from South America via Antarctica is an hypothesis that has been advanced by many authors but attention will be directed to the paper of the latest and strongest champions, Jardine and McKenzie (1972). The basis of their paper was laid in geophysical reconstructions by McKenzie and Sclater (1971) of the Indian ocean for 36, 45 and 75 m.y.b.p. Although their detailed studies did not extend to the South Pacific, their reconstructions revealed a land bridge from South America to West Antarctica to East Antarctica and Australia and this was an obvious route for marsupial dipersal. The biogeographical objections will be summarised shortly but first there is one geophysical objection, viz. that the geography of West Antarctica may have been oversimplified. If all the ice were removed from West Antarctica now, an archipelago would be revealed which, even allowing for the resultant uprising, would not form a land bridge like the one Jardine and McKenzie (1972) have invoked (Anderson 1965, Hamilton 1967, Schopf 1970). Palaeomagnetic pole determinations (Scharon et al. 1970, Blundell 1962) indicate that two parts of West Antarctica have had separate histories in the Mesozoic. The Antarctic peninsular has a Cretaceous pole close to the present one and may indeed have moved little since then. However, a Cretaceous pole from Marie Byrd Land is at 105°E., 30°S. and strongly indicates a separate movement from a location to the north in the Pacific Ocean. Scharon et al (1970) suggest that Antarctica should be thought of as three separate parts — the Antarctic peninsular, West Antarctica and East Antarctica. These points are illustrated in figure 1.

No Cretaceous pole is known for East Antarctica so that the palaeomagnetic test of McKenzie and Sclater's (1971) 75 m.y.b.p. reconstruction (their Table 11 and Figure 46) depends, as far as Antarctica is concerned, on the pole for the Antarctic peninsular alone. The Jurassic pole for East Antarctica (Beck 1972) is about 80° of arc away from the reported Jurassic pole for the Antarctic peninsular (see Creer 1970, p. 391 for discussion). Nevertheless, it is conceivable that by 75 m.y.b.p. East Antarctica and the Antarctic peninsular, but not West Antarctica, could have arrived in the positions shown by McKenzie and Sclater (1971) and there might have been a land bridge from the root of the Antarctic peninsular to East Antarctica (Anderson 1965 pp. 52-53) despite the absence of West Antarctica.

Thus Jardine and McKenzie's (1972) general hypothesis cannot be dismissed on geophysical grounds though I believe these grounds should remain in question until a study, complementary to that of McKenzie and Sclater (1971) of the Indian ocean, has been completed for the South Pacific and South Atlantic. Factors such as the above and the following should be assessed properly. The Endeavour fracture zone (Fig. 1) has been reliably plotted north of the Pacific — Antarctic ridge (Christoffel and Ross 1970). It finishes adjacent to the New Zealand platform at the anomaly corres-

Source : MNHN, Paris

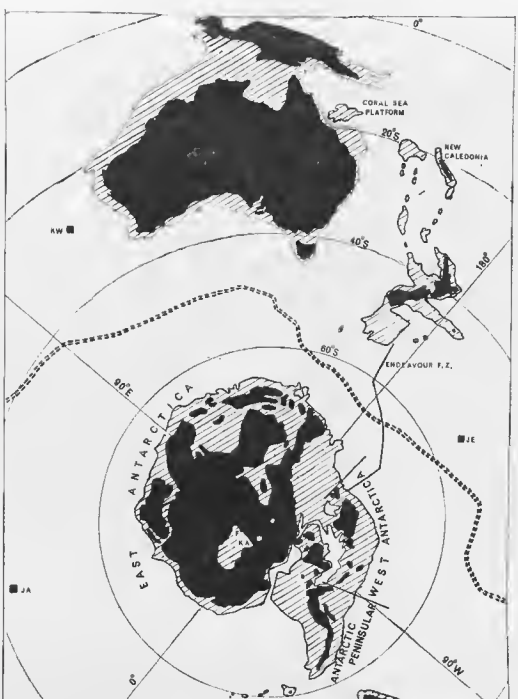



FIG. 1. — Map centred on Antarctica. Black above sea-level, hatched sea-level to -1000 metres. Antarctic contours according to Schopf 1970 ; note depths within West Antarctica of more than 1000 metres (down to 2500 metres). According to Anderson (1965) and Hamilton (1967), West Antarctica would be an archipelago even after rising following removal of ice. Division between West Antarctica and Antarctic Peninsula according to Scharon et al (1970). Approximate position of South-east Indian-Pacific Antarctic ridge shown in double dashed lines. Endeavour fracture zone north of ridge after Christoffel and Ross (1970) ; it has been extrapolated south of ridge. Former virtual geographic poles shown in squares ; KW Cretaceous West Antarctica, KA Cretaceous Antarctic peninsular, JA Jurassic Antarctic peninsular, JE Jurassic East Antarctica. P is south pole.

Source : MNHN, Paris

ponding to 80 m.y.b.p. If it is extrapolated to the south it finishes adjacent to the continental platform of West Antarctica near the Edsel Ford Ranges of Marie Byrd Land. It may reasonably be assumed that the two land masses were joined before 80 m.y.b.p. (Scharon et al 1970). If one takes notice of the Cretaceous pole for Marie Byrd Land, this continent, which I shall refer to as " South Pacifica ", was positioned well to the north in the Pacific ocean and, *contra* most reconstructions, much nearer the South American margin of Gondwanaland than the Australian one.

While discussing the reconstructions of McKenzie and Sclater (1971), it is profitable to point out another implication, though this is not necessarily an adverse criticism. They state " the accuracy of the latitude of a point on a plate in the reconstructions is less accurate than the relative positions of two points on different plates ". Nevertheless, the 75 m.y.b.p. reconstruction was tested against palaeomagnetic pole positions ; in it South America and Africa appear about 2° south of present latitudes. The 45 m.y.b.p. reconstruction was not so tested and, in view of the quotation above, it is not valid to take literally the fact that, in their figure 44, Africa and South America are shown about 14° of latitude further south than in the 75 m.y.b.p. reconstruction. If one assumes that this " 14° bob " is an artefact and move Africa and South America to their present latitudes, this has the effect of placing Australia nearer the south pole so that the juncture with East Antarctica is near the Antarctic circle, as it is also in their 75 m.y.b.p. reconstruction. This is illustrated in figure 2. One implication is that, since 45 m.y.b.p., eastern Australia has moved at least 30° north (the ridge having moved at least 15° north). This is not supported by the most relevant palaeomagnetic pole position which indicates that since 51.6 m.y.b.p. Australia has moved north by 17°, this figure being based on a pole position with 95 % confidence limits of radius 5.3.° (Wellman et al. 1969). A second implication concerns the climate and vegetation. There is good evidence (McGowran 1971) for warm water (though not tropical) in the upper Eocene off southern Australia. A land flora dated just prior to separation (49 m.y.b.p.) and from close to the site of separation (see figure 2) has been studied (Lange 1970, Southcott and Lange 1971). The fossils from this Maslin flora resemble the forest floor litter from present-day sub-tropical Queensland. While it may be conceivable that temperatures could be compatible with this, day-length must also be considered and it seems surprising that such a flora could have existed near the Antarctic circle. Either this anomaly, or the " 14° bob ", requires an explanation.

The biological arguments against southern dispersal in the period between 75 m.y.b.p. and 45 m.y.b.p. are :

a) One hypothesis is needed for marsupials and another for prototherians.

b) At least in the later stages, Australian marsupial sub-families had evolved and their exclusion from South America must be accounted for.

c) Placentals were present in South America at the same time as marsupials and their exclusion from Australia must be accounted for.

d) If a southern land bridge existed between 75 and 45 m.y.b.p. there should be biogeographical links between southern South America and south-east Australia. There are, but most components of this South Temperate biota, unlike marsupials, are also found in New Zealand. New Zealand's last episode of drifting having begun at 80 m.y.b.p., the implication is that the South Temperate biota originated before 80 m.y.b.p. and did not include marsupials.

There seem to be at least two possible solutions. Both start with " South Pacifica " isolated in the Pacific until 80 m.y.b.p. This accords with the conclusions of Fleming (1962, 1969) that, except in the upper Jurassic and lower Cretaceous when many Tethyan immigrants arrived, New Zealand had been isolated and, since then, has received only a trickle of immigrants by long range dispersal. From the lower Cretaceous until 80 m.y.b.p., the biota would have evolved and, it is proposed, is the ancestral source of the present South Temperate biota. At 80 m.y.b.p. the Pacific-Antarctic rise divided " South Pacifica ", moving the New Zealand platform to its present position. From this point there are two possibilities. First, to the south, islands were separated and, on the eastern side these carried the South Temperate biota to southern Chile. On the western side Marie Byrd Land collided with East Antarctica south of Tasmania's position at that time. On this hypothesis there has never been a land-bridge between South America and Australia. Marsupials did not disperse

Source : MNHN, Paris

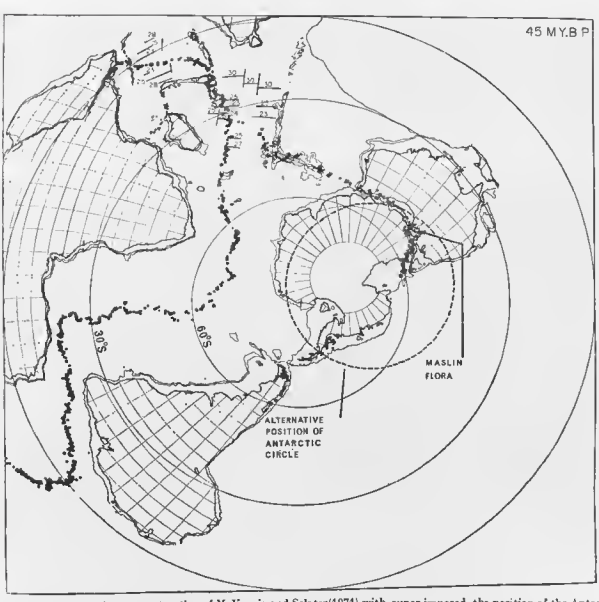



FIG. 2. — The 45 m.y.b.p. reconstruction of McKenzie and Sclater(1971) with, super-imposed, the position of the Antarctic circle if the pole is moved so that Africa and South America are in the latitudes which they occupy now and in the 75 m.y.b.p. reconstruction of the same authors. The position of the sub-tropical Maslin flora (49 m.y.b.p.) is also marked. Note (1) McKenzie and Sclater (1971) did not test this 45 m.y.b.p. reconstruction against the pole position as stringently as they did their 75 m.y.b.p. reconstruction. (2) The relative positions of South America, Antarctica and Australia are nearly the same in the 45 and 75 m.y.b.p. reconstructions. (3) This figure is identical with figure 3 of Jardine and McKenzie (1972) (except for my two additions).

this way. Brundin's pattern of chironomid relationships derives from the idea that the islands going to both South America and Australia were from the southern part of "South Pacifica" and there has been a more severe pattern of extinction in Australia.

The second solution is that the southern part of "South Pacifica" collided with both southern South America and East Antarctica thus forming a land bridge. It must have existed at about the end of the Cretaceous and could not have persisted for very long. Across this there could have been one-way dispersal of marsupials (but not placentals) and chironomids but, on the evidence of Darlington's generalisation, not very much more. A separate hypothesis is needed to account for the pre-

Source : MNHN, Paris

sence of prototharians in Australia — New Guinea. Three propositions must be invoked to account for the non-migration eastwards of the very characteristic part of the Australian flora so notably absent from South America (and New Zealand). First, this flora evolved in the western half of Australia ; second, this must have been separated from the eastern half by a barrier to migration ; third, this barrier must have extended south into East Antarctica.

My own assessment is that, while this second possibility cannot be discounted, the probability that marsupials having been dispersed by a southern route is low enough to justify serious consideration of other hypotheses.

c) *Trans-Pacific dispersal.*

Three years ago I briefly reviewed the northern and southern dispersal route hypotheses for marsupials (Martin 1970), found them as doubtful as I do today, and suggested that their weaknesses justified consideration of dispersal across the Pacific by division of a hypothetical land mass. " Pacifica " is an old idea which dates back to Hallier (1912) who invoked it as the birthplace of the angiosperms (see Takhtajan 1969 for a brief discussion). Such an hypothesis, if it had a geophysical basis, would be an answer to four important and related phytogeographical problems. The first has already been mentioned, viz. the many modern disjunct transpacific plant distributions. The second is the disjunct trans-pacific fossil plant distributions such as the Carboniferous *Gigantopteris* flora (Seward 1931) and the Mesozoic Cycadeoidea (Krassilov 1972). The third is the growing consensus of opinion, based on present distributions of plant families considered to be primitive, that the angiosperms originated in lands at present around the borders of the Pacific ocean (see particularly Takhtajan 1969 and Smith 1970). The fourth is the evidence for a Mesozoic north-south migration route in the Pacific (Melville 1966, 1967, 1969) which accounts for the hour-glass-shaped bi-hemispheric distributions such as that of the Fagoideae (*Nothofagus* and *Fagus*) (van Steenis 1971).

These problems were considered by Melville (1966, 1967, 1969) who has grasped the nettle and named those present lands which he thought might have formed parts of a Mesozoic " Pacifica ", probably with northern and southern components only temporarily connected. The concept does not seem to have been seriously discussed by zoogeographers though Krassilov (1972) has implied that it could account for the distribution of horned dinosaurs (ceratopsians), between Mongolia and western North America, which was described by Colbert (1948). Wilson (1968) has drawn attention to the distributions of earthworms of the genus *Plutellus* (Omodeo 1963) and land gastropods of the family Camaenidae (Walden 1963). In this symposium there have been discussions about at least three more animal groups which may be good examples of amphi-transpacific distributions, viz. leptodactylid and hylid frogs (Cracraft) and osteoglossomorph fish (Patterson). The idea should have some interest for those biologists who agree with Clemens (1970) that the evolutions of angiosperms, insects and primitive mammals were intimately linked.

The geophysical basis invoked by both Melville (1966) and myself (Martin 1970) to account for the spread was the Darwin rise (Menard 1964, 1969). The Darwin rise has faded into obscurity following the successes of the hypotheses of sea-floor spreading and plate tectonics. These have led to the realisation that much of the present Pacific ocean had been occupied in the Mesozoic by the Kula and Farallon plates, both now largely sub-ducted (Atwater 1970). Even if the former existence of the Darwin rise is doubtful in the form that Menard postulated, nevertheless the idea of a north-westerly trending Mesozoic rise in the Pacific is still very much alive. Until 10 m.y.b.p. such a rise was active as the border between the Pacific and old Farallon plates (Herron 1972). Much of the Pacific plate must have been formed by its activity. Since no part of the Pacific floor is older than Jurassic (136-190 m.y.b.p.) it follows that, theoretically at least, land separated on a ridge during the Jurassic could have spread to opposite margins since then.

Menard (1964) suggested that there could have been continental movement in the Mesozoic Pacific associated with the Darwin rise. Whether this was possible in relation to more recent ideas is unknown but it cannot be dismissed. McElhinny (1971) analysed palaeomagnetic pole positions and, because pole paths only converge with that of Siberia in the Cretaceous, suggested that " the

Source : MNHN, Paris

Verkhoyansk (eastern Siberia) and Sikhote Alin (east of Manchuria) regions were separate continental fragments which have been welded onto Asia leaving behind the Pacific ocean as seen today." Presumably this movement was associated with the Kula plate. (The implications for biogeographers interested in Mesozoic Beringia are important). There is now a great deal of evidence that parts of the west coast of North America have polar wandering curves which suggest that they originated to the south and west of the main part of the continent which they joined in the Cretaceous (Beck and Noson 1972, Packer and Stone 1972; see also Saad 1969 and Ernst 1970). Wilson (1968) suggested that parts of other continents from the west were driven against and under North America causing the uplift in Nevada and Alberta; Wilson and Burke (1972) have re-affirmed this. Islands of the size discussed by Wilson could have had profound biogeographical consequences.

On the western side of the Pacific the situation is much more complex due, among other things, to the existence of extensive marginal basins (Karig 1971). I have speculated (Martin 1970) that part of New Guinea (i.e. the Coral Sea Zone of Glaessner 1950) and/or the Coral Sea Platform (often called the "Queensland plateau" but I prefer the name proposed by Fairbridge 1950) might have spread from the Darwin rise carrying marsupials and, I would now add, monotremes; when Australia moved north in the mid-Tertiary, it collided with these former islands and their biota gained access to the mainland. I still believe this remains a possibility that cannot be dismissed. In order to spread westward from the rise between the Pacific and Farallon plates to the longitude of eastern Australia, rapid rates of plate movement may have been required. Such rapid rates are known from other parts of the world; e.g. 7-9 cms. per year for simple spreading (Larson and Chase 1970), 16-18 cms. per year under the concurrent influence of two spreading ridges (Herron 1972), and 11 cms. per year for the Turkish plate due to the scissor-like action of the Eurasian and Arabian plates (McKenzie 1970).

Trans-Pacific dispersal of marsupials has been criticised on two grounds. First, it has been said to be unrealistic and at complete variance with current data and concepts of continental movement (Cox 1970, Keast 1971). I cannot accept this, especially in view of our present ignorance about tectonic events in the western Pacific in the Mesozoic. The other criticism (Cox 1970) is that it does not explain how marsupials arrived in the hypothetical Pacific land-mass. While I believe that it is premature to either ask or answer that question, I would point out that they did not necessarily migrate there in marsupials form; for example, the separation of marsupial and placental lineages could have coincided with the separation of the hypothetical Pacific land-mass from part of present Eurasia.

My present belief is that it is too early to assess the hypothesis of trans-Pacific dispersal of marsupials. Southern dispersal via Antarctica may yet prove to be reasonable but it now presents sufficient difficulties to rate as low the probability of this hypothesis being correct. This is a good reason for retaining an open mind about trans-Pacific dispersal.

## 8. POSTSCRIPT — NEW GEOPHYSICAL EVIDENCE

New geophysical papers encourage me to re-emphasise my conclusion that it is too early to assess many problems of Pacific biogeography in the light of plate tectonics. Outstanding papers of great relevance are those of Larson and Chase (1972) and Larson and Pitman (1972) who take a step further in elucidating the ridge system separating the Pacific, Kula, Farallon and Phœnix plates during the Mesozoic (figure 3). The rapidity of movement is illustrated by Larson and Pitman's estimations that at 100 m.y.b.p. the rate of spreading between the Pacific and Farallon plates was 10 cms. per year while between the Pacific and Phoenix plates it was as fast as 18 cms. per year. The magnitude of the events can be gauged from their estimations that, since the Cretaceous, at least 7000 kms, of oceanic lithosphere have been underthrust beneath North America, a similar amount beneath Eurasia and about 5 000 kms. beneath South America and/or western Antaretica. The possible movement of land associated with these events has not been discussed and neither has the effect on lands and marginal seas of the western Pacific. Other new papers relevant to this last area have been published. Although largely concerned with establishing a principle, Fitch (1972) has thrown some light on the complex area between China and Australia and has recognised the China plate (which he

Source : MNHN, Paris

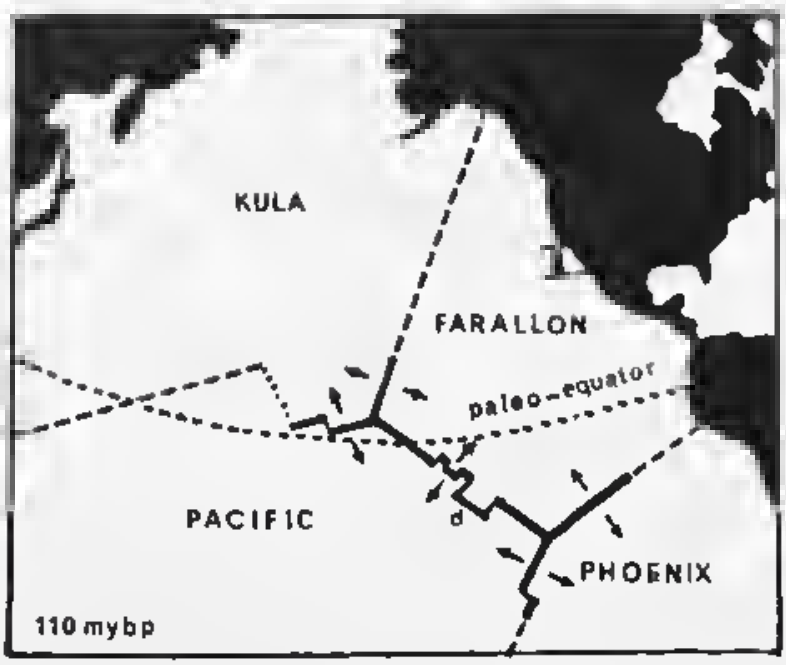



FIG. 3. — Map re-drawn from Larson and Pitman (1972) showing the Pacific, Kula, Farallon and Phœnix plates at 110 m.y.b.p. The ridges separating the plates are plotted relative to the Atlantic Ocean continents at that time and the plot construction is based on the present-day location of North America so that the paleo-equator appears as a curved line. Probable extensions of ridges are shown as dashed lines. The Kula plate is now entirely subducted. The ridge between the Farallon and Pacific plates is now extinct and part is subducted beneath North America; to illustrate its movement, the fracture zones bounding the prominent displacement (d) in it are shown in their present positions relative to the adjacent coast of California with, at right angles and nearly north-south, the magnetic lineation corresponding to about 30 m.y.p.b. For clarification of the southern triple junction, see Herron (1972).

shows as including the Sikhote Alin region mentioned earlier) as having been distinct from the Eurasian plate. The Indonesian area has also been considered by Audley-Charles et al. (1972) who discuss the events consequent upon Australia's northerly movement in the Tertiary. It is interesting that, like Rod (1966), these authors have been influence by du Toit (1937) through Carey (1958) to place central New Guinea north-east of Australia and rotating anti-clockwise into its present position. It is particularly interesting that Johnson and Molnar (1972) have been led to conclude that during its northerly drift, Australia (including southern New Guinea) collided with an island arc, the " Papuan arc ", which is now part of New Guinea ; this arc might well correspond with the marsupial-bearing islands I have formerly postulated (Martin 1970).

While believing that it is premature to suggest particular solutions, I nevertheless think that there are some indications about what will be important in deriving those solutions. The riddle of the origins of the flora and fauna of New Zealand, including the explanation for the South Temperate biota, will, I believe, be solved when the connection is established between the tectonic events associated with the system of ridges described by Larson and Chase (1972), Larson and Pitman (1972) and Herron (1972) and the geological and biogeographical histories of New Zealand as they have been described by Fleming (1969). I believe the solution may be compatible with the suggestion I have already made above. If this does not also solve the problem of marsupial distribution, and I have already given reasons why I think this is improbable though possible, then the next focus of attention should be New Guinea. If part of New Guinea was indeed formerly north-east of Australia and oriented north-westerly, then it is possible that it was derived from the parallel Pacific-Farallon ridge. It is worth repeating the statement of Rod (1966) that " the major late Cretaceous and especially

Source : MNHN, Paris

Tertiary faults of New Guinea are the expression of a tremendous drag towards the west combined with a small anti-clockwise rotation ". That central New Guinea may not have been as closely applied to Australia as Audley-Charles et al.(1972)indicate, is strongly suggested by the marked difference between the two floras (Good 1961, van Balgooy 1971) despite the fact that southern New Guinea is tectonically part of Australia (Glaessner 1950, Audley-Charles et al. 1972). The causes of central New Guinea's postulated movements, and of the great westward salient of the Pacific plate north of New Guinea, are clearly of the greatest interest.

## REFERENCES


Air, G. M., Thompson, E. O. P., Richardson, B. J., Sharman, G. B. — Amino-acid sequences of kangaroo myoglobin and haemoglobin and the date of marsupial-eutherian divergence. Nature **229**, 391-394 (1971)

Alexander, C. P. — Diptera of Patagonia and South Chile I. Crane-flies. British Museum (Natural History) publication (1929).

Anderson, J. J. — Bedrock geology of Antarctica : a summary of exploration 1831-1962. Am. Geophys. Union, Antarctic Res. Ser. **6**, 1-70 (1965).

Atwater, T. — Implications of plate tectonics for the Cenozoic tectonic evolution of western North America. Geol. Soc. America Bull. **81**, 3513-3536 (1970).

Audley-Charles, M. G., Carter, D. J., Milsom, J. S. — Tectonic development of Eastern Indonesia in relation to Gondwanaland dispersal. Nature Phys. Sci. **239**, 35-39 (1972).

Avery, O. E., Burton, G. D., Heirtzler, J. R. — An aeromagnetic survey of the Norwegian Sea. Journ. Geophys. Research **73**, 4583 (1968)

Axelrod, D. I. — Mesozoic paleogeography and early angiosperm history. Bot. Rev. **36**, 277-319 (1970).

Beck M. E. — Palaeomagnetism and magnetic polarity zones in the Jurassic Dufek intrusion, Pensacola mountains, Antarctica. Geophys. J. R. astr. Soc. **28**, 49-63 (1972).

Beck, M. E., Noson, L. — Anomalous palaeolatitudes in Cretaceous granitic rocks. Nature Phys. Sci. **235**, 11-13 (1972).

Blundell, D. J. — Palaeomagnetic investigations in the Falkland Islands dependencies. Brit. Antarctic Surv. Sci. Rept. **39**, 1-24 (1962).

Brundin, L. — Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. Kungl. Svenska Vetensk. Handl. **11**, 1-472 (1966).

Carey, S. W. — In " Continental drift. A symposium " (edited by S.W. Carey), 177. (Univ. of Tasmania, Hobart) (1958).

Casamiguela, R. M. — Sobre la presencia de un mammifero en el primer elenco (lenologica) de vertebrados del Jurassico de la Patagonia. Physis **22**, 225-233 (1961).

Christoffel, D. A., Ross, D. I. — A fracture zone in the southwest Pacific basin south of New Zealand and its implications for sea floor spreading. Earth and Planetary Sci. Letters **8**, 125-130 (1970).

Clemens, W. A. — Origin and early evolution of marsupials. Evolution **22**, 1-18 (1968).

Clemens, W. A. — Mesozoic Mammalian Evolution. Annual Rev. Ecology and Systematics **1**, 357-390 (1970).

Clemens, W. A. — Mammalian evolution in the Cretaceous. In " Early mammals " (edited by D.M. and K.A. Kermack. Supplement nº **1** to Zool. J. of Linn. Soc. Vol. 50) Academic Press (London) (1971).

Colbert, E. H. — Evolution of the horned dinosaurs. Evolution **2**, 145-163 (1948).

Coney, P. J. — Cordilleran tectonic transitions and motion of the North American plate. Nature **233**, 462-465 (1971).

Cooke, H. B. S. — The fossil mammal fauna of Africa. Quart. Rev. Biol **43**, 234-264 (1968).

Cox, C. B. — Migrating Marsupials and drifting continents. Nature **226**, 767-770 (1970).

Creer, K. M. — A review of palaeomagnetism. Earth-Science Reviews **6**, 369-466 (1970).


Source : MNHN, Paris

Crompton, A. W. — A preliminary description of a new mammal from the Upper Triassic of South Africa. Proc. Zool. Soc. London **142**, 441-452 (1964).

Darlington, P. J. — Biogeography of the Southern End of the World. Harvard University Press (Cambridge, Massachusetts) (1965).

Dietz, R. S., Holden, J. C. — Reconstruction of Pangaea ; breakup and dispersion of continents, Permian to present. Journ. Geophys. Research **75**, 4939-4956 (1970).

Du Toit, A. L. — " Our wandering continents : an hypothesis of continantal drift. " (Oliver and Boyd, Edinburgh) (1937).

Ernst, W. G. — Tectonic contact between the Franciscan melange and the Great Valley sequence — crustal expression of a late Mesozoic Benioff zone. Journ. Geophys. Research **75**, 886-901 (1970).

Fairbridge, R. W. — Recent and pleistocene coral reefs of Australia. J. Geology **58**, 330-441 (1950).

Fitch, T. J. — Plate convergence, transcurrent faults, and internal deformation adjacent to south-east Asia and the Western Pacific. Journ. Geophys. Research **77**, 4432-4460 (1972).

Fleming, C. A. — New Zealand biogeography — a palaeontologist's approach. Tuatara **10**, 53-108 (1962).

Fleming, C. A. — The Mesozoic of New Zealand; chapters in the history of the circum-Pacific mobile belt. Q. Jl. geol. Soc. Lond. **125**, 125-170 (1969).

Fooden, J. — Breakup of Pangaea and isolation of relict mammels in Australia, South America, and Madagascar. Science **175**, 894-898 (1972).

Freeman, P. — Diptera of Patagonia and South Chile 111 Mycetophilidae British Museum (Natural History) publication (1951).

Glaessner, M. — Geotectonic position of New Guinea. Amer. Assoc. Petrol. Geol. **34**, 856-881 (1950).

Good, R. — The geography of flowering plants, 3 rd ed. Longmans, London (1964).

Grambast, L., Martinez, M., Mattauer, M., Trales, L. — *Perutherium altiplanensa* Nov. Gen., nov. sp., premier mammifère Mesozoïque d'Amérique du sud. Comptes Rend. Acad. Sci (Paris) **264**, 707-710 (1967).

Happer, J., — Geologic-climetic history and zoogeographic significance of the Urabs region in north-western Colombia. Caldasia **10**, 602-636 (1970).

Hallier, H. — Über frühere landbrücken pflanzen und wolkerwanderungen zwischen Australien und Amerika. Med. Rijksherb., Leiden **13**, 1-32 (1912).

Hamilton, W. — Tectonics of Antarctica. Tectonophysics **4**, 555-568 (1967).

Hayman, D. L., Kirsch, J. A. W., Martin, P. G., Waller, P. F. — Chromosomal and serological studies of the Caenolestidae and their implications for marsupial evolution. Nature **231**, 194-195 (1971).

Hesron, E. M., — Sea floor spreading and the Cenozoic History of the east-central Pacific. Geol. Soc. Amer. Bull. **83**, 1671-1692 (1972).

Hoffstetter, M. R. — L'histoire biogeographique des marsupiaux et la dichotomie marsupiaux-placentaires. Comptes Rend. Acad. Sci. (Paris) **271**, 388-391 (1970).

Hoffstetter, M.R. — Données et hypothèses concarnant l'origine et l'histoire biogéographique des Marsupiaux C. R. Ac. Sc. (Paris) **274**, 2635-2638 (1972).

Hooker, J. D. — The Botany of the Antaretic voyage of H. M. discovery shipsErebus and Terror in the years 1839-1843. II. Flora Novae-Zelandiae. Part 1. Flowering plants. Introductory essay. Lovell Reeve (London) (1853).

Hopson, J. A. — The classification of non-therian mammals. J. Mammalogy **51**, 1-9 (1970).

Jarmine, N. and D. McKenzie — Continental Drift and the dispersal and evolution of organisms. Nature **235**, 20-24 (1972).

Johnson, T. and Molnar, P. —Focal mechanisms and plate tectonics of the southwest Pacific. Journ. Geophys Research **77**, 5000-5032 (1972).

Kasig, D. E. — Origin and davalopment of marginal basins in the western Pacific. Jour. Geophys. Research **76**, 2542-2561 (1971).

Keast, A. — Australian mammals : zoogeography and evolution. Quart. Rev. Biol **43**, 373-408 (1968).

Keast, A. — Continental drift and the evolution of biota on southern continants. Quart. Rev. Biol. **46**, 335-378 (1971).

Kermack, K. A. — The interrelations of early mammals. J. Linn. Soc. (Zool.) **47**, 241-249 (1967).

Source : MNHN, Paris

KERMACK, K. A. and KIELAN-JAWOROWSKA, Z. — Therian and non-therian mammals. In "Early Mammals" (edited by D. M. and K. A. KERMACK. Supplement nº 1 to Zool. J. of Linn. Soc. Vol. 50, Academic Press (London) (1971).

KIELAN-JAWAROWSKA, Z. — Unknown structures in multituberculate skull. Nature **226**, 974-976 (1970).

KIRSCH, J. W. A. — Prodromus of the comparative serology of Marsupialia. Nature **217**, 418-420 (1968).

KRASSILOV, V. A. — Phytogeographical classification of Mesozoic floras and their bearing on continental drift. Nature **237**, 49-50 (1972).

LANGE, R. T. — The Maslin Bay flora, South Australia. N. Jb. Geol. Palaont. Mh. **8**, 486-490 (1970).

LARSON, R. L., CHASE, C. G. — Relative velocities of the Pacific, North America and Cocos Plates in the middle America region. Earth and Planetary Sci. Letters **7**, 425-428 (1970).

LARSON, R. L., CHASE, C. G. — Late Mesozoic evolution of the western Pacific. Geol. Soc. America Bull. **83**, 36 273644 (1972).

LARSON, R. L., PITMAN, W. C. — World-wide correlation of Mesozoic magnetic anomalies and its implications. Geol. Soc. America Bull. **83**, 3645-3662 (1972).

LAURIE, E. M. O. and J. E. HILL. — List of land mammals of New Guinea, Celebes and adjacent Islands, 1758-1952. British Museum (Natural History) publication (1954).

LE PICHON, X. — Sea floor spreading and continental drift. Jour. Geophys. Research **73**, 3661-3697 (1968).

MCELHINNY, M. W. — Palaeomagnetism and plate tectonics of eastern Asia (abstract only). Proceedings 12th Pacific Science Congress, Canberra (1971).

MCGOWRAN, B. — Australia-Antarctica separation and the Eocene transgression in southern Australia. South Australian Department of Mines unpublished report 71/78 (1971).

MCKENZIE, D. P. — Plate tectonics of the Mediterranean Region. Nature **226**, 239-343 (1970).

MCKENZIE, D., SCLATER, J. G. — The evolution of the Indian Ocean since the late Cretaceous. Geophys. J. R. astr. Soc. **25**, 437-528 (1971).

MAEKAWA, F. — Floristic relation of the Andes to eastern Asia with special reference to the trans-palaeo-equatorial distribution. Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo **fff, 9**, 161-195 (1965).

MARTIN, P. G. — The Darwin Rise hypothesis of the biogeograpbical dispersal of marsupials. Nature **225**, 197-198 (1970).

MELVILLE, R. — Continental drift, mesozoic continents and the migrations of the angiosperms. Nature **211**, 116-120 (1966).

MELVILLE, R., — The distribution of land around the Tethys sea and its bearing on modern plant distribution Systematics Association publication No. 7 (Aspects of Tethyan biogeography — Eds. C. G. Adams and D. V. Ager) 291-312 (1967).

MELVILLE, R. — Phil. Trans. Roy. Soc. B **255**, 617-620. (no title).

MENARD, H. W. — Marine geology of the Pacific. Mc Graw Hill Book Co., New York (1964).

MENARD, H. W. — Growth of drifting volcanoes. Jour. Geophys. Research **74**, 4827-4837 (1969).

MOORES, E. — Ultramafics and orogeny, with models of the U. S. cordillera and the Tethys. Nature, **228**, 837-842 (1970).

OMOREO, P. — Distribution of the terricolous oligochaetes on two shores of the Atlantic. North Atlantic biota. (Eds. A. Love and D. Love) Pergamon, Oxford, pp. 127-152 (1963).

PACKER, D. R., STONE, D. B. — An Alaskan Jurassic palaeomagnetic pole and the Alaskan orocline. Nature Phys. Sci. **237**, 25-26 (1972).

PATTERSON, B., PASCUAL, R. — The fossil mammal fauna of South America. Quart. Rev. Biol. **43**, 409-451 (1968).

PHILLIPS, J. D., FORSYTH, D. — Plate tectonics, palaeomagnetism and the opening of the Atlantic. Geol. Soc. Amer. Bull. **83**, 1579-1600 (1972).

RIEK, E. F., — Lower Cretaceous fleas. Nature **227**, 746-747 (1970).

ROD, E. — Clues to ancient Australian geosutures. Eclogae Geologicae Helvetiae **59**, 850-883 (1966).

SAAO, A. H. — Palaeomagnetism of Franciscan ultramafic rocks from Red Mountain, California. Jour. Geophys. Research **74**, 6567-6578 (1969).

SCHARON, L., SCHARNBERGER, C., EARLY, T., SHIMOYAMA, A. — International cooperation for palaeomagnetic insight into Antarctic tectonic history. Antarctic Journal of the U. S. **5**, 219-224 (1970).

Source : MNHN, Paris

Schopf, J. M. — Ellsworth mountains: position in West Antarctica due to seafloor spreading. Science **164**, 63-65 (1970).

Schuster, R. M. — Problems of antipodal distribution in lower plants. Taxon **18**, 46-91 (1969).

Seward, A. — Plant life through the ages. Cambridge University Press (1931).

Sige, M. B. — Dents de micromammifères et fragments de coquilles d'œufs de dinosauriens dans la faune de vertébrés du crétacé supérieur de laguna Umayo (Andes Péruviennes). Comptes Rend. Acad. Sci. (Paris) **267**, 1495-1498 (1968).

Sige, M. B., — Les Didelphoidea de Laguna Umayo (formation Vilquechico, Crétacé supérieur, Pérou) et le peuplement marsupial d'Amérique du Sud. C. R. Acad. Sci. (Paris) **273**, 2479-2481 (1971).

Simpson, G. G. — The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**, 1-350 (1945).

Smit, F. G. A. M. — On some adaptive structures in Siphonaptera. Folia Parasitologica (Praha) **19**, 5-17 (1972)

Smith, A. C. — The Pacific as a key to flowering plant history. University of Hawaii, Harold L. Lyon Arboretum lecture number one (1970).

Southcott, R.V., Lange, R. T. — Acarine and other microfossils from the Maslin Eocene, South Australia. Records S. Aust. Mus., **16**, 1-21 (1971).

Speoll, W. P., Dietz, R. S. — Morphological continental drift fit of Australia and Antarctica. Nature **222**, 345-348 (1969).

Takhtajan, A. — Flowering plants, origin and dispersal. Oliver and Boyd, Edinburgh (1969).

Tate, G. H. H. — Studies in the Peramelidae (Marsupialia) Bull. Amer. Mus. N. H. **92**, 313-346 (1948).

Thompson, E. O. P., Air, G. M. — Studies on marsupial proteins. VI. Evolutionary changes in β-globins of the Macropodidae and the amino acid sequence of β-globin from *Potorous tridactylus*. Aust. J. Biol. Sci. **24**, 1199-1217 (1971).

Van Balgooy, M. M. J. — Plant geography of the Pacific. Blumea, supplement **6**, 1-222 (1971).

Van Steenis, C. G. G. J. — The land-bridge theory in botany. Blumea **11**, 235-372 (1962).

Van Steenis, C. G. G. J. — *Nothofagus*, key genus of plant geography, in time and space, living and fossil, ecology and phylogeny. Blumea **19**, 69-98 (1971).

Van Steenis, C. G. G. J., Balgooy, M. M. J. — Pacific Plant Areas Vol. 2, Supplement to Blumea **5**, (1966).

Vogt, P. R. — The Faeroe-Iceland-Greenland aseismic ridge and the western boundary undercurrent. Nature **239**, 79-81 (1972).

Walden, H.W. — Historical and taxonomical aspects of the land gastropoda in the NorthAtlantic region. North Atlantic biota (Eds. A. Love and D. Love) Pergamon, Oxford p. 153 (1963).

Wellman, P., Mc Elhinny, M. K., Mc Dougall, I. — On the polar-wandering path for Australia during the Cenozoic. Geophys. J. R. astr. Soc. **18**, 371-395 (1969).

Wilson, J. T. — Static or mobile earth ; the current scientific revolution. Proc. Amer. Phil. Soc. **112**, 309-320 (1968).

Wilson, J. T., Burke, K. — Two types of mountain building. Nature **239**, 448-449 (1972).

Zuckerkandl, E. — Chemical palaeogenetics. Sci. Amer. **212**, 110-118 (1965).

Source : MNHN, Paris

## DISCUSSION

*Intervention du Professeur R. Hoffstetter :*

Dans la communication du Dr. Martin, j'ai beaucoup apprécié la richesse de l'argumentation, le souci d'objectivité, la prudence des conclusions qui laissent la porte ouverte à diverses interprétations. Il est certain que nos informations actuelles ne permettent pas de présenter un tableau définitif de l'histoire biogéographique des Marsupiaux. Certaines hypothèses avancées (celle de Fooden p. ex.) doivent cependant être écartées, car elles contredisent des faits établis. Pour les autres, c'est essentiellement leur degré de probabilité que l'on peut comparer.

Je désirerais d'abord préciser que, selon moi, les problèmes posés par les Monotrèmes et les Marsupiaux ne relèvent pas nécessairement d'une seule et même explication. Les deux groupes dérivent respectivement de branches (Protothériens et Thériens) séparées depuis le Trias supérieur. Ni dans les faunes actuelles, ni dans les faunes fossiles en dehors de l'Australie. Un cas analogue est posé par les Reptiles néo-zélandais où l'on trouve le *Sphenodon* et quelques Geckos dont l'histoire n'est pas nécessairement liée...

Pour nous en tenir aux Marsupiaux, l'hypothèse du Dr. Martin est audacieuse et attrayante. Loyalement il reconnait lui-même qu'elle présente, elle-aussi, des points faibles. Pour ma part je lui reprocherais surtout de faire appel à une trop large part d'hypothèses, dont chacune est vraisemblable, voire même défendable, mais incontrôlable : présence d'une terre émergée sur l'emplacement de l'actuel seuil de Darwin ; peuplement de cette île par des Marsupiaux (ou des Thériens qui évoluent localement en Marsupiaux) d'origine inconnue ; partition de la même île (par le jeu d'une dorsale active dont l'existence est mise en doute par Coulomb) et migration des deux moitiés qui vont s'accoler respectivement, avec leurs Marsupiaux, à l'Amérique du Nord et à l'Australie ; arrivée de ces faunes en temps opportun pour rendre compte de la présence de Marsupiaux (associés à des Placentaires) dans un gisement albien du Texas (car, avec Slaughter, Clemens, etc... je tiens *Holoclemensia* pour un Marsupial primitif) et dans un gisement du Crétacé supérieur au sud du Pérou. Cette longue histoire exigerait une ancienneté des Marsupiaux difficilement acceptable puisque la molaire tribosphénique, inconnue au Jurassique, s'est probablement différenciée au Crétacé inférieur (voir *Aegialodon*, d'après les travaux de Crompton).

Pour ma part, je préfère serrer au plus près les faits établis. L'aire de dispersion connue des Marsupiaux actuels et fossiles comprend essentiellement l'Australie et les Amériques (et aussi l'Europe qui n'est concernée que par une brève incursion d'un genre nord-américain au cours du Tertiaire). C'est dans cette « guirlande », à laquelle il est légitime d'ajouter le maillon antarctique, qu'il convient de rechercher leur berceau (non précisé). La comparaison avec la carte du Monde au Crétacé inférieur m'a fait suggérer une différenciation des Marsupiaux et Placentaires par une ségrégation géographique due à l'ouverture des océans Indien et Atlantique. Dans cette hypothèse les Marsupiaux ont pu atteindre l'Australie (il n'est même pas exclu qu'ils aient pu y naître) avant l'arrivée des Placentaires laurasiens ; la migration de ceux-ci aurait été arrêtée par un obstacle, probablement la rupture de la guirlande quelque part entre l'Amérique du Sud et l'Australie. Les recherches paléontologiques en Antarctide permettront peut être de préciser où et quand s'est manifestée cette barrière.

De toute façon, je tiens à répéter qu'il ne s'agit, dans ce débat, que de confronter des hypothèses de travail.

*Réponse du Professeur P. G. Martin :*

I believe that I have already covered all the points raised by Professor Hoffstetter. In my discussion of the paper of Jardine and MacKenzie (1972) I indicated that I think the " garland " hypothesis is possible but gave reasons why I believe it is improbable. Professor Hoffstetter implies that he has faith that fossils of marsupials will be found in the Cretaceous of South America without accompanying placentals. He also implies that marsupials reached southern Australia at least fifteen million years before their earliest discovered occurrence.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

4 564 013 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source MNHN, Paris

## ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris
C.C.P. : Paris 9062-62

---

*Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle* (paraît depuis 1939).

*Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (depuis 1895 ; 6 numéros par an).

*Grands naturalistes français* (depuis 1952. Sans périodicité).

*Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

*Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient* (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

*Publications du Muséum national d'Histoire naturelle* (depuis 1933. Sans périodicité).

---

## PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

---

*Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard* (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

*Objets et Mondes.* La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.

*Mammalia.* Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.

*Index Seminum Horti parisiensis.* Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1822 ; échange.

*Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée*, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

*Adansonia* (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.

*Revue Algologique.* Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.

*Revue Bryologique et Lichénologique.* Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.

*Revue de Mycologie.* Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.

*Cahiers de La Maboké.* Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1963.

*Pollen et Spores.* Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris